N° D'ORDRE :
SÉRIE E

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE STRASBOURG

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

MARGUERITE CHAMPAGNAT

Première thèse : RECHERCHES DE MORPHOLOGIE DESCRIPTIVE ET EXPÉRIMENTALE SUR LE GENRE « LINARIA »

Deuxième thèse : PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le **1961 devant la Commission d'examen.**

MM. MARESQUELLE..... *Président.*
MILLOT .....
LAPRAZ ..... *Examinateurs.*
CHAZE .....

sous la Présidence d'honneur de M. PLANTEFOL

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (VIe)
1961

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41550001_0055

N° D'ORDRE :
SÉRIE E

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE STRASBOURG

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

MARGUERITE CHAMPAGNAT

Première thèse : RECHERCHES DE MORPHOLOGIE DESCRIPTIVE ET EXPÉRIMENTALE SUR LE GENRE « LINARIA »

Deuxième thèse : PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le **1961 devant la Commission d'examen.**

MM. MARESQUELLE ..... *Président.*
MILLOT .....
LAPRAZ ..... *Examinateurs.*
CHAZE .....

sous la Présidence d'honneur de M. PLANTEFOL

PARIS
MASSON ET C^IE, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (VI^e)
1961

R. BRIX BIBLIOTHÈQUE LYDION

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE STRASBOURG

DOYEN

Professeur J. H. VIVIEN.

DOYENS HONORAIRES

A. DANJON, A. KIRRMANN, P. LACROUTE, H. J. MARESQUELLE.

PROFESSEURS HONORAIRES

Ed. BAUER, P. de BEAUCHAMP, L. BOUNOURE, A. CHRÉTIEN, H. CARTAN, Cl. CHABAUTY, A. DANJON, J. DENY, Ch. EHRESMANN, M. FRÉCHET, G. FOEX, H. GAULT, L. HACKSPILL, A. HEE, Mme A. HEE, R. HOCART, A. KIRRMANN, G. LEMÉE, P. L'HÉRITIER, A. LICHNEROWICZ, L. NEEL, H. OLLIVIER, G. RIBAUD, E. TERROINE, E. THIRY, H. VILLAT, Ét. WOLFF.

PROFESSEURS

H. WEISS	T.	Physico-chimie des hydrocarbures.
G. HUGEL	T.	Chimie du pétrole.
R. BONNET	T.	Chimie biologique.
H. J. MARESQUELLE.	T.	Biologie végétale.
A. ROUSSEL-	T.	Calcul différentiel et intégral et Théorie des fonctions.
H. FORESTIER	T.	Chimie générale.
Ch. SADRON	T.	Physico-chimie macromoléculaire.
J. ROTHE	T.	Physique du globe.
P. LACROUTE	T.	Astronomie.
J. H. VIVIEN	T.	Zoologie et Embryologie expérimentale.
L. BOISSELET	T.	Chimie analytique du pétrole.
A. MAILLARD	T. T. P.	Chimie.
S. GORODETZKY	T.	Physique générale et physique nucléaire.
L. SACKMANN	T. P. P.	Mécanique des fluides.
J. BYE	T.	Chimie minérale et Chimie physique.
R. LOMBARD	T.	Chimie organique.
Mlle M. PEREY	T.	Chimie nucléaire.
Ph. PLUVINAGE	T.	Physique expérimentale.
S. GOLDSZTAUB	T.	Minéralogie et Pétrographie.
P. JOLY	T:	Biologie générale.
H. BENOIT	T.	Physique générale.
J. L. KOSZUL	T.	Topologie.
P. CUER	T.	Physique générale et Physique corpusculaire.
G. VIAUD	T.	Psycho-Physiologie.
G. MILLOT	T.	Géologie et Paléontologie.
R. LECOLAZET	P. S. C.	Physique du globe.
H. SAUCIER	T. T. P.	Minéralogie.
R. ROHMER	T. T. P.	Chimie.
Mlle S. GILLET	T. T. P.	Paléontologie.
Mlle A. GAGNIEU	T. T. P.	Botanique.
R. THOM	T.	Mécanique rationnelle.
S. NIKITINE	T.	Physique générale.
F. STUTINSKY	T.	Physiologie générale.
B. WURTZ	P. S. C.	Chimie biologique.
J. BRENET	T. T. P.	Chimie, Physique.
G. OURISSON	T. T. P.	Chimie.
Fr. STEPHAN	P. S. C.	Zoologie.
Cl. LEVI	T. T. P.	Biologie générale.
A. COCHE	P. S. C.	Physique nucléaire.
R. CERF	T. T. P.	Physique.
M. BERGER	P. S. C.	Mathématiques.
J. FRENKEL	P. S. C.	Mathématiques.
P. TAGLANG	T.	Physique.
J. P. LONCHAMP	P. S. C.	Physique.
J. BOSCHER	P. S. C.	Mécanique des fluides.
A. DELUZARCHE	P. S. C.	Chimie.
J. B. DONNET	T. T. P.	Chimie, Physique.
R. ARMBRUSTER	P. S. C.	Physique.
A. ROCHE	P. S. C.	Physique du globe.
L. HIRTH	T.	Microbiologie.
J. YOCCOZ	T.	Physique théorique.

MAITRES DE CONFÉRENCES

J. PARROD	Chimie.
A. SIGOT	Zoologie.
J. COGNE	Géologie.
R. WEY	Minéralogie.
J. WUCHER	Physique.
A. FUCHS	Mathématiques.
Mme D. MAGNAC	Physique.
Mme M. BRINI	Chimie.
A. GALLMANN	Physique.
M. DAUNE	Physique.
J. P. ADLOFF	Chimie nucléaire.
P. MIALHE	Physiologie animale.
J. GREMILLARD	Mathématiques.
G. PERNY	Physique.
J. LEVISALLES	Chimie.
D. BERNARD	Méthodes mathématiques de la physique.
R. BARO	Physique.
G. LAPRAZ	Botanique.
H. DANAN	Physique.
M. ZISMAN	Mathématiques.
E. DANIEL	Physique.
F. NORGUET	Mathématiques.
P. CHEVALLIER	Physique.
J. LERAY	Physique.
H. DURANTON	Botanique.
R. WEISS	Chimie.
P. CARTIER	Mathématiques.

SECRÉTAIRE

G. SAINT-PÉ.

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

RECHERCHES DE MORPHOLOGIE DESCRIPTIVE ET EXPÉRIMENTALE SUR LE GENRE *LINARIA*

Par M. CHAMPAGNAT

SOMMAIRE

INTRODUCTION 4

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDE DESCRIPTIVE

CHAPITRE PREMIER. — ÉTUDE MORPHOLOGIQUE 9

Premier exemple : *L. bipartita* 9
Deuxième exemple : *L. triphylla* 14
Troisième exemple : *L. supina* 16
Quatrième exemple : *L. minor* 20
Cinquième exemple : *L. striata* 22
Conclusion 26

CHAPITRE II. — ÉTUDE ANATOMIQUE 30

Techniques 30

Origine et premiers stades du développement des bourgeons hypocotylaires 31

Structure et fonctionnement des méristèmes apicaux 34

I. — Structure et fonctionnement de l'apex sur les rameaux non florifères rampants 34

II. — Structure et fonctionnement de l'apex des rameaux florifères 38
1° L'apex avant l'apparition des fleurs (38). — 2° L'apex au moment de l'apparition des premières fleurs (42). — 3° L'apex après l'apparition des fleurs (42). — 4° Comparaison des pousses florifères des *Linariastrum* et des *Chænorrhinum* (42).

Les aisselles foliaires et leur évolution 44

I. — Les aisselles vides 45
1° Les plus simples (45). — 2° Plus complexes (48).

II. — Les bourgeons épidermiques axillaires 49
1° Unicellulaires (49). — 2° Plus étendus (52). — 3° Causes de la localisation des bourgeons axillaires (54).

III. — Les bourgeons axillaires non uniquement épidermiques 55
1° Premier type (55). — 2° Deuxième type (56).

IV. — Les bourgeons à origine plus profonde (bourgeons normaux) 58
1° Bourgeons végétatifs (58). — 2° Ébauches florales (60).

V. — Les gros bourgeons à origine mal définie 60

VI. — Les bourgeons axillaires normaux et surnuméraires des *Chænorrhinum* 66

Deuxième partie

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE

Chapitre premier. — Concurrences et spécialisation des pousses chez les Linaires 69

Influence du mode de culture 69

1°. — Repiquage sur terreau de plantules isolées 70

2°. — Autres modes de repiquage 77

3°. — Résumé des résultats obtenus 83

Influence de l'ablation des organes dominants sur le développement des organes dominés 83

1° — Ablation des épicotyles de *L. minor* et *L. hirta* 83

2°. — Ablation des rameaux hypocotylaires sur les espèces à épicotyles normalement dominés 84
A. Ablations précoces et répétées : *a.* Comportement de *L. bipartita* et *L. striata* (84) ; — *b.* Comportement de *L. reticulata* (86) ; — *c.* Comportement de *L. chalepensis* (88). — B. Ablations tardives (89).

3°. — Ablation des rameaux hypocotylaires sur les espèces ne présentant aucune concurrence apparente entre leurs rameaux 89

4°. — Conclusion 89

Influence du bouturage sur le devenir des organes dominés 90

1°. — Comportement de *L. bipartita* et *L. striata* 91

2°. — Comportement de *L. reticulata* 91

3°. — Comportement de *L. chalepensis* 92

4°. — Remarques et conclusion 92

Facteurs héréditaires, facteurs du milieu et phyllotaxie des Linaires 99

1°. — Comportement des Linaires en lumière artificielle faible 99

2°. — Facteurs héréditaires et multiplication des hélices foliaires chez les Linaires 103

Conclusion 105

CHAPITRE II. — CONCURRENCES ET CARACTÈRES ANATOMIQUES SPÉCIAUX DES LINAIRES 107

Développement et signification des ébauches épidermiques axillaires et des aisselles vides 107

1°. — Observations morphologiques 110

2°. — Observations anatomiques 112

3°. — Expériences complémentaires 114

A. Origine des bourgeons et corrélations d'inhibition entre les diverses pousses d'une plante (114). — B. Origine des bourgeons et vigueur générale des plantes (115).

Importance et signification de l'activité épidermique chez les Linaires 117

1°. — Comportement des boutures de limbes et d'entre-nœuds 118

2°. — Comportement de boutures de nœuds après destruction des centres normaux, axillaires de bourgeonnement et de régénération 124

3°. — Conclusion 128

DISCUSSION

1°. — Morphologie comparée, expérimentation et systématique des Linaires. 129

2°. — Particularités anatomiques du méristème apical des Linaires et problèmes du fonctionnement des points végétatifs 134

3°. — Liens entre vigueur, phyllotaxie, forme foliaire et floraison chez certains *Linariastrum* 136

4°. — Les Linaires et les plantes à bourgeonnement hypocotylaire 139

5°. — Linaires et plantes à aisselles vides 145

6°. — Les Linaires parmi les plantes à bourgeons épidermiques 149

RÉSUMÉ ET CONCLUSION 159

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES 164

INTRODUCTION

C'est la lecture du remarquable mémoire de Rauh (142) sur les plantes à bourgeons hypocotylaires et radiculaires qui est à l'origine de nos recherches.

Nous apprenions que, sur certaines espèces, l'épicotyle, précocement condamné à mort, disparaît bien avant d'avoir formé des organes reproducteurs, et que des bourgeons adventifs, initiés très précocement, le remplacent. Nous apprenions aussi que, dans certains genres, des transitions multiples relient ce type extrême à des formes normales à épicotyle dominant.

Parmi eux, les Linaires ont, tout de suite, retenu notre attention.

Ce sont des Scrophulariacées que l'on place avec les *Antirrhinum*, *Anarrhinum*, *Nemesia*, *Colpias*, *Maurandia* dans la sous-famille des *Antirrhinées*. Elles sont surtout caractérisées par leur corolle qui est prolongée à la base par un éperon et qui, en même temps, forme deux lèvres le plus souvent appliquées l'une contre l'autre. Elles donnent ainsi l'impression d'une gueule fermée par un palais saillant appliqué contre la lèvre inférieure.

Le genre *Linaria* se subdivise en quatre sous-genres qui pour certains auteurs ont la valeur de genres distincts : le sous-genre *Elatinoides* comprend des plantes rampantes, à feuilles larges, entières ou en forme de hallebarde, à nervation pennée, à pétiole plus court que le limbe, à fleurs petites, jaune pâle ou violacées. Le sous-genre *Cymbalaria* groupe aussi des plantes rampantes, à limbe large mais lobé, plus court que le pétiole, à nervation palmée. Les fleurs qui dépassent souvent 1 cm sont d'un violet pâle. Le sous-genre *Chœnorrhinum*, proche des *Antirrhinum*, comprend des espèces dressées et très ramifiées dont la tige porte des feuilles étroites et allongées, à pétiole très court. Les fleurs blanchâtres ou violacées ont un éperon court, obtus. Les lèvres de la corolle sont plus ou moins ouvertes, ce qui sépare nettement ces formes de toutes les autres Linaires.

Le sous-genre *Linariastrum* se caractérise par ses feuilles sans pétiole, à limbe souvent très étroit, par ses inflorescences en grappe simple terminant les tiges et surtout par la présence constante de rameaux hypocotylaires. Il se compose essentiellement de plantes européennes et méditerranéennes dont il est facile d'obtenir des souches. Il se reproduit par des graines abondantes et possédant, en général, un bon pouvoir germinatif. Les espèces sont de petite taille si bien que des populations peuvent être cultivées sur un espace restreint. Elles sont en majorité annuelles, ce qui donne la possibilité de faire des observations durant tout le cycle

de végétation. Elles s'autoféconden t facilement, ce qui permet de vérifier leur état de pureté génétique et de l'améliorer si besoin est.

Rauh leur consacre quelques pages fort pertinentes et de très belles illustrations, mais se borne à une description morphologique assez peu détaillée d'un nombre limité d'espèces. Il ne s'intéresse ni à la structure des méristèmes apicaux des pousses condamnées à mort, ni aux aisselles apparemment vides observables sur toutes les espèces. Aucune expérience n'est réalisée pour comprendre la cause de la préséance des rameaux adventifs, pour expliquer la phyllotaxie et la forme foliaire différentes observées sur l'épicotyle et les rameaux hypocotylaires.

***

C'est dans cette voie de l'anatomie et de la morphologie expérimentale comparées que nous avons progressé durant près de dix ans. Les résultats obtenus sont groupés dans deux parties d'égale importance :

La *première*, descriptive, est subdivisée en deux chapitres.

Nous suivons d'abord, de la graine à la graine, les plantes « types » permettant de passer d'espèces morphologiquement presque normales à d'autres très spécialisées. Nous étudions ensuite en détail les particularités anatomiques des bourgeons terminaux et des aisselles foliaires, particularités qui sont nombreuses et très originales.

La *deuxième partie* est expérimentale et comprend aussi deux chapitres.

Nous cherchons, dans le premier, à comprendre les causes du comportement si spécial de certains épicotyles à vie brève et les causes des différences morphologiques variées existant entre eux et les pousses hypocotylaires. Nous cherchons aussi à découvrir une unité fondamentale au delà des différences morphologiques entre espèces ou groupes d'espèces.

Le second chapitre a pour but d'expliquer, grâce à l'expérience, le sens des particularités anatomiques les plus importantes : aisselles vides et bourgeonnement axillaire épidermique notamment. Il aboutit aussi à montrer l'unité fondamentale du genre.

Enfin, une discussion permet de mieux comprendre l'originalité du genre *Linaria*, de mieux le situer dans le cadre général des Angiospermes et, par conséquent, de préciser ce que nos observations apportent aux domaines de la systématique, de la morphologique et de l'anatomie.

***

L'esprit de ces recherches est directement inspiré des leçons de notre maître, M. le doyen H.-J. Maresquelle. Nous tenons à lui exprimer notre grande admiration et notre affectueuse reconnaissance. Il n'a cessé de nous démontrer l'importance de la biologie comparée, il nous a toujours

invitée à chercher les tendances physiologiques sous-jacentes aux caractères morphologiques utilisés dans les classifications. Il nous a maintes fois expliqué que les relations physiologiques ne sont pas des lois nécessaires, mais des mécanismes qui varient et se remplacent mutuellement au gré de l'évolution.

Tout en inculquant à ses élèves la valeur irremplaçable du fait minutieusement observé et décrit, il leur a toujours fait sentir l'importance des idées générales qui permettent de préciser le sens de l'évolution du monde vivant, voie bien difficile pour ceux qui n'ont pas son immense culture.

Notre gratitude va également à M^lle^ A. Gagnieu, professeur à la Faculté des Sciences de Strasbourg. Nous avons travaillé plusieurs années en étroite collaboration avec elle. Nous lui devons notre formation technique et l'intérêt que nous portons à la génétique et à la caryosystématique.

M. le professeur Plantefol, membre de l'Institut, s'est sans cesse intéressé à nos recherches. Ses encouragements et ses conseils nous ont été précieux.

Sa découverte des hélices foliaires multiples, dont la réalité est frappante pour quiconque observe des Linaires, a servi de guide à beaucoup de nos observations morphologiques.

Nous le remercions aussi d'avoir accepté de critiquer notre manuscrit et de faire partie de notre jury de thèse.

Notre reconnaissance va également à M. le professeur Chouard qui, à plusieurs reprises, a accueilli nos plantes dans ses installations de Colombes, puis de Gif-sur-Yvette. Il nous a ainsi permis de préciser leur comportement sous différentes photopériodes.

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDE DESCRIPTIVE

Toutes les espèces étudiées sont issues de graines semées chaque année, de 1950 à 1959, soit au jardin botanique de Strasbourg, soit au jardin botanique de Clermont-Ferrand. Les semences provenaient de divers jardins botaniques, de sorte qu'initialement nous avons cultivé côte à côte de nombreuses souches de la même espèce. Nous avons, pendant les premières années, sélectionné les plus pures, celles qui correspondaient le mieux aux diagnoses des flores. Pour *L. triphylla* Mill, *L. hirta* Mœnch, *L. reflexa* Desf, *L. dalmatica* Mill, *L. genistifolia* Mill, *L. supina* Desf, var. *propinqua*, *L. spartea* Hoff et Link, *L. diffusa* Hoff et link, *L. viscida* Mœnch, *L. chalepensis* Mill, *L. simplex* D. C., *L. arvensis* Desf, *L. purpurea* Mill, *L. triornithophora* Willd, *L. reticulata* Desf, ainsi que pour les divers *Chænorrhinum* les graines reçues donnaient le plus souvent des populations homogènes et stables. Au contraire, pour *L. Broussonnetii* Nob et *L. amethystea* Hoff et Link qui sont interfertiles, les plantes obtenues étaient le plus souvent hybrides et nous avons dû les purifier par autofécondations successives de pieds isolés pour faire réapparaître les lignées pures. Cette sélection s'est d'ailleurs révélée inutile, car les caractères morphologiques et anatomiques que nous étudierons ultérieurement sont rigoureusement les mêmes pour les deux espèces comme pour leurs intermédiaires. Pour *L. bipartita* Willd et les espèces affines (*L. Maroccana* Hook, *L. Gharbensis* Batt, etc.) la difficulté était plus grande encore tant les mélanges hybrides étaient complexes. Heureusement certaines de ces espèces possèdent des grappes florales de couleur vive, dont les caractères ornementaux ont attiré l'attention des fleuristes. Aussi sont-elles les seules linaires (*) dont il a été tiré plusieurs variétés horticoles bien définies, variétés que nous avons pu utiliser pour nos expériences (**).

Naturellement, les graines d'origine géographique définie ont été préférées à toutes autres chaque fois qu'il a été possible d'en obtenir. Cela était facile pour *L. striata* D. C., *L. vulgaris* Mill, communes partout, pour *L. supina* Desf var. eu-*supina* des sables de la Loire ou de l'Allier, de *L. alpina* D. C. du Lautaret et aussi pour certaines variétés de *L. bipartita* Willd ou de *L. maroccana* Hook d'Afrique du Nord (***).

(*) *L. Cymbalaria* Mill. est également en vente chez de nombreux sélectionneurs.

(**) Nous avons utilisé les variétés Fairy rose, Ruby King et Voile de Fée des Établissements Vilmorin-Andrieux.

(***) Nous remercions vivement M. Sauvage qui nous a envoyé à plusieurs reprises de belles variétés méticuleusement déterminées.

Les souches choisies pour chaque espèce ont ainsi pu être étudiées dans leur état le plus pur durant au moins cinq années. Toutes les observations morphologiques et anatomiques, toutes les recherches expérimentales qui sont rapportées dans ce mémoire ont été faites sur elles et répétées pendant cinq périodes de végétation au moins.

Pour mimer le plus possible les conditions naturelles, les semis étaient faits dans une terre de jardin simplement piochée, sans engrais. Les plantules n'étaient pas repiquées mais seulement « éclaircies » afin de supprimer toute concurrence importante entre elles. Le sol était maintenu légèrement humide par un arrosage donné en principe tous les deux jours. Nous appellerons normales l'anatomie et la morphologie des plantes développées dans ces conditions et nous pourrons les comparer utilement à celles d'autres plantes cultivées sur terreau et repiquées dans diverses conditions.

CHAPITRE PREMIER

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE

Premier exemple : *Linaria bipartita.*

1° ***La plantule.*** — La germination est épigée. L'épicotyle grêle, à croissance lente, orthotrope, porte des feuilles opposées décussées, donc insérées sur deux hélices foliaires régulières et synchrones (130, 59, 119). Ces feuilles sont relativement courtes et larges (Pl. I, fig. 1 et 2). Elles ne ressemblent donc pas à celles que l'on observe sur les échantillons d'herbier et qui, longues et étroites, ont donné son nom au genre (plantes à feuilles de Lin). On doit donc s'attendre dès maintenant à un changement morphologique, et pour être en mesure de l'étudier avec précision, nous avons calculé le rapport :

$$\frac{\text{longueur}}{\text{largeur maximum}} = (L/l)$$

pour cent limbes pris au hasard dans une population homogène et à un niveau défini de l'épicotyle. En cas de variation apparente, les mêmes mesures étaient répétées à des niveaux variés.

Le tableau I résume quelques résultats : on voit qu'en aucun cas ce rapport n'excède 6,1.

2° ***Les premiers rameaux hypocotylaires.*** — Lorsque l'épicotyle, toujours dressé, possède trois à six paires de feuilles, on voit apparaître les premiers bourgeons hypocotylaires (Pl. I, fig. 1). Un examen à la loupe montre que, pour un ou deux visibles à l'œil nu, il existe de nombreuses petites ébauches dont certaines sont de simples saillies sans organisation visible. Très vite trois caractères les séparent de l'épicotyle.

A. *Leur phyllotaxie est plus complexe.* — Les feuilles sont verticillées par trois, quatre ou cinq. On a toujours affaire à des verticilles vrais, c'est-à-dire qu'il n'y a aucun chevauchement entre les bases foliaires et qu'après dissection on observe une formation à peu près simultanée et sans contiguïté des primordiums d'un de ces verticilles. Il y a donc trois, quatre ou cinq hélices foliaires comme L. Plantefol et nous-même l'avons déjà montré pour d'autres Linaires.

Pour avoir une idée plus précise de cette phyllotaxie, nous avons examiné un grand nombre de plantes, notant à chaque fois le nombre de feuilles sur le premier et le quatrième verticille. On voit (tableau II) que le nombre 4 est de beaucoup le plus fréquent.

Tableau I.

Valeurs moyennes (en millimètres) du rapport longueur/largeur maximum des limbes de la région moyenne des pousses de quelques Linaires.

Espèce étudiée.	Types de pousses.		
	Épicotyle.	Hypoc. florif.**	Hypoc. non florif.
L. minor	4,4 ± 0,4*	4,9 ± 0,6	
L. triphylla	2,2 ± 0,2	2,1 ± 0,3	
L. reflexa	2,6 ± 0,4	2,5 ± 0,3	
L. hirta	3,2 ± 0,4	3,2 ± 0,4	
L. dalmatica	5,0 ± 1,2	4,3 ± 0,8	
L. supina var. *eu-supina*	10,4 ± 2,3	11,2 ± 1,6	
L. supina var. *propinqua*	7,4 ± 1,1	7,7 ± 0,8	
L. Broussonnetii	7,4 ± 1,1	6,8 ± 1,0	
L. amethystea	7,2 ± 0,9	6,9 ± 0,6	
L. arvensis	10,9 ± 1,7	11,3 ± 1,7	
L. bipartita	5,7 ± 0,4	13,9 ± 3,1	
L. reticulata	3,7 ± 0,7	18,1 ± 1,1	
L. striata	3,3 ± 0,5	13,2 ± 1,0	4,2 ± 0,5
L. vulgaris	4,9 ± 0,6	10,0 ± 0,6	4,5 ± 0,8
L. chalepensis	3,5 ± 0,3	9,1 ± 0,8	3,4 ± 0,4

(*) Chaque chiffre est la moyenne de 100 à 500 mesures.
(**) Hypoc. florif. = rameau hypocotylaire florifère. Hypo. non florif. = rameau hypocotylaire non florifère (voir texte).

B. *La forme des feuilles est également très différente.* — Elles sont beaucoup plus longues et étroites que celles de l'épicotyle. Le calcul du rapport L/*l* le montre clairement (tableau I). On peut affirmer de plus que, plus on s'élève sur la pousse, plus ce rapport est grand : nous sommes ainsi conduites aux feuilles de Lin mentionnées ci-dessus. De plus, les premiers hypocotylaires formés ont toujours, toutes choses égales d'ailleurs, les feuilles les plus larges (tableau III et Pl. I, fig. 2 B).

C. Si toutes les ébauches présentes sur l'hypocotyle ne se développent pas, *celles qui évoluent le font à un rythme très rapide.* Elles croissent parfaitement verticales et le diamètre de leur axe devient rapidement double de celui de l'épicotyle qui reste grêle. Aussi ce dernier va-t-il être rapidement rattrapé, puis dépassé. Une observation du bourgeon terminal montre que la naissance des feuilles se poursuit à un rythme rapide. Même en tenant compte du nombre double en moyenne des hélices foliaires, il y a un nombre

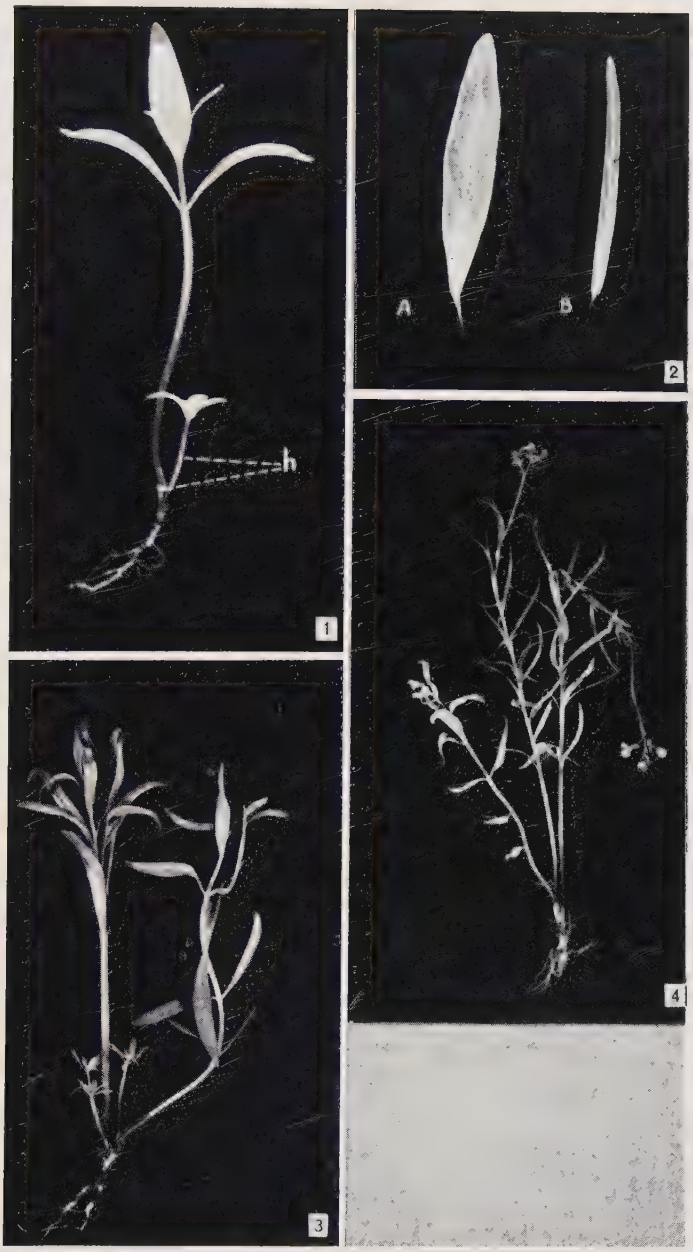


PLANCHE I.

FIG. 1. — *L. bipartita* Willd. : plantule. On remarque l'épicotyle à feuilles larges, opposées, décussées et 2 jeunes rameaux hypocotylaires (*h*).

FIG. 2. — *L. bipartita* Willd. : morphologie comparée d'une feuille d'épicotyle (*A*) et de rameau hypocotylaire (*B*).

FIG. 3. — *L. bipartita* Willd. : jeune plante, les rameaux hypocotylaires se développent plus vite que l'épicotyle.

FIG. 4. — *L. bipartita* Willd. : plante adulte. Seuls les rameaux hypocotylaires portent des fleurs. L'épicotyle a cessé sa croissance et commence à se dessécher.

Tableau II.

Nombre de feuilles par verticille (*) sur les diverses pousses de quelques espèces de Linaires.

Espèce étudiée.	Type de pousse. (**)	Nbre de vert. observ.	Nombre de verticilles avec				
			2 feuil. (***)	3 feuil.	4 feuil.	5 feuil.	6 feuil. et plus.
L. bipartita	Épic.	206	206	0	0	0	0
	Hypo.	224	7	146	67	4	0
L. reticulata	Épic.	135	134	1	0	0	0
	Hypo.	201	9	154	38	0	0
L. triphylla	Épic.	113	113	0	0	0	0
	Hypo.	153	3	143	7	0	0
L. supina	Épic.	229	0	4	210	14	1
	Hypo.	375	0	3	267	105	0
L. amethystea ...	Épic.	105	3	14	78	10	0
	Hypo.	393	0	40	290	63	0
L. Broussonnetii.	Épic.	210	0	35	156	30	0
	Hypo.	161	0	12	86	62	1
L. minor	Épic.	100	100	0	0	0	0
	Hypo.	24	24	0	0	0	0
L. chalepensis ...	Épic.	124	124	0	0	0	0
	H. r.	144	8	64	72	0	0
	H. f.	256	6	108	140	2	0
L. striata	Épic.	126	124	2	1	0	0
	H. r.	123	9	56	51	7	0
	H. f.	146	0	0	48	95	3

(*) Observations faites au niveau du 3e verticille.. Ces chiffres sont tout à fait comparables à ceux obtenus à partir des 1er et 5e verticilles.

(**) Épic. = épicotyle. Hypo. = rameau hypocotylaire. H. r. = rameau hypocotylaire rampant. H. f. = rameau hypocotylaire florifère.

(***) Feuil. = feuilles.

Tableau III.

Valeurs moyennes (en millimètres) du rapport longueur/largeur maximum des limbes de la région moyenne des pousses hypocotylaires apparues successivement sur quelques linaires.

Espèce étudiée.	1er hypocotylaire.	3e hypocotylaire.	5e hypocotylaire.
L. bipartita	7,8 + 1,2	9,3 + 1,1	11,3 + 3
L. striata (*)	4,2 + 0,5	5,9 + 0,8	8,2 + 2
L. chalepensis (*) .	3,4 + 0,4	4,1 + 0,4	5,0 + 0,6

(*) Il s'agit d'hypocotylaires non florifères rampants.

beaucoup plus grand d'ébauches de petite taille présentes simultanément. La différence de taille entre les éléments de deux verticilles successifs est beaucoup plus petite que pour les paires successives correspondantes de l'épicotyle.

3° ***L'édification de la plante adulte.*** — Dès que l'évolution des hypocotylaires a atteint ce rythme rapide, l'épicotyle subit plusieurs modifications très frappantes.

A. *Il cesse d'être orthotrope.* — Rejeté sur le côté par les bases des hypocotylaires vigoureux et verticaux, il tend à devenir rampant. Les parties apicales peuvent encore se redresser par géotropisme négatif (Pl. I, fig. 3), mais cette réaction dure peu.

B. *Sa croissance se ralentit, puis cesse complètement.* Ses feuilles jaunissent ou parfois se chargent d'anthocyanes. Au bout de deux à trois semaines, il se dessèche (Pl. I, fig. 4). Il peut même se briser et disparaître complètement. En aucun cas il ne fleurit ; il ne montre même jamais d'ébauches florales visibles à la loupe.

C. *Durant toute cette évolution, il ne s'est jamais ramifié*, même si, accidentellement, son apex a été mutilé. On peut donc penser qu'il est soumis à une inhibition émanant des hypocotylaires. Bien plus, les bourgeons axillaires sont très rares et, à la loupe, bien des aisselles semblent totalement vides. Nous verrons ultérieurement qu'on est là en présence d'une des particularités les plus originales des Linaires.

Pendant ce temps, les rameaux hypocotylaires continuent à croître. Au sommet des plus développés, les premiers boutons floraux se forment en même temps que de nouvelles pousses continuent à apparaître. Rien ne laisse supposer qu'une concurrence existe entre eux, semblable à celle qui atteint l'épicotyle (Pl. I, fig. 4). Les feuilles, de plus en plus étroites à

mesure qu'on se rapproche de l'inflorescence, ont des bourgeons axillaires bien visibles. Seuls, les verticilles inférieurs semblent en être dépourvus (Pl. I, fig. 3 et 4). De plus, peu avant la naissance des premières fleurs, les centres générateurs cessent de fonctionner de façon synchrone, les feuilles deviennent alternes, ce qui rend le nombre d'hélices beaucoup plus difficile à déterminer, d'autant plus que les segments foliaires font complètement défaut (32, 59, 130). Ce sont elles qui, sans transition graduelle, deviennent les bractées florales, bractées dont le développement est d'autant moins important qu'on se rapproche du sommet de l'inflorescence (Pl. I, fig. 4). Celle-ci est une grappe simple, indéfinie : aucun bourgeon surnuméraire ne se développe près de la fleur. Ce caractère est d'ailleurs commun à toutes les espèces du sous-genre *Linariastrum*.

En résumé, sur *L. bipartita* cultivé dans des conditions assez proches de celles de la nature, les rameaux hypocotylaires sont les organes essentiels de la plante. Vigoureux et orthotropes, ils assurent la reproduction de l'espèce. Ils portent les feuilles longues et étroites caractéristiques des Linaires. L'épicotyle, au contraire, frappé d'impuissance, ne sert qu'à assurer les premières étapes purement végétatives du développement. Sa disparition précoce explique que ses caractères morphologiques n'aient pas été notés par les systématiciens et que l'épicotyle ne soit en général pas représenté dans les échantillons d'herbier.

Toutes les espèces voisines (*L. maroccana*, *L. gharbensis*, *L. reticulata*, *L. spartea*) et toutes les variétés de ces espèces ont montré en culture des tendances morphologiques identiques (Pl. II, fig. 5).

Deuxième exemple : *Linaria triphylla*.

Cette espèce est assez commune sur nos rivages méditerranéens. A la différence de la précédente, elle est génétiquement très stable et il n'existe aucune espèce ou variété avec laquelle elle puisse facilement s'hybrider. Nous l'avons prouvé à maintes reprises par des essais de croisement très variés. Les étapes de son développement sont les mêmes que celles décrites pour *L. bipartita*, mais certaines tendances diffèrent.

A. L'épicotyle possède des feuilles opposées, décussées, larges et arrondies au sommet (Pl. II, fig. 6 A et B). Elles sont irriguées par trois nervures principales fortement ramifiées. Le rapport L/l est presque constant et voisin de 2 (tableau I). Dans la plupart des aisselles, on ne peut mettre en évidence aucun bourgeon.

B. Les pousses hypocotylaires portent des verticilles de trois ou, très rarement, de quatre feuilles à axillaires très petits ou nuls (tableau II). Mais la forme des limbes est exactement la même que sur la tigelle (Pl. II, fig. 6 B et C et tableau I). Il n'en existe donc qu'un seul type sur l'ensemble de la plante. Le nombre de ces pousses est plus faible que

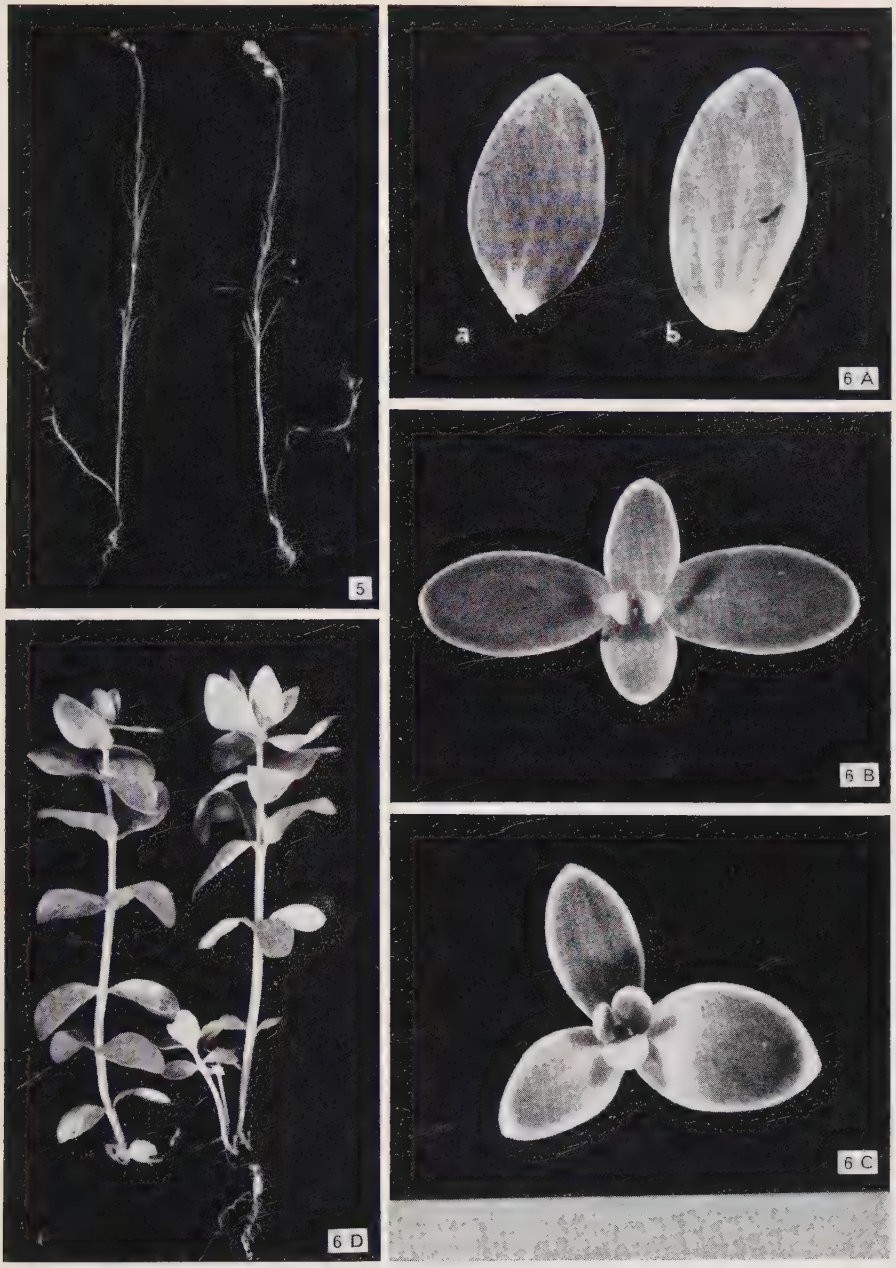


PLANCHE II.

FIG. 5. — *L. reticulata* Desf. : plante adulte avec épicotyle desséché.

FIG. 6. — *L. triphylla* Mill.: *A* : forme comparée des feuilles sur l'épicotyle (*a*) et sur les rameaux hypocotylaires (*b*).

B : sommet d'épicotyle en vue polaire : phyllotaxie opposée décussée.

C : sommet de rameau hypocotylaire en vue polaire. Les feuilles sont verticillées par trois.

D : jeune plante peu avant la floraison. On remarque le développement comparable de l'épicotyle (feuilles opposées décussées) et d'un rameau hypocotylaire (feuilles verticillées par trois).

chez *L. bipartita*, ce qui donne aux plantes un aspect moins touffu, à la base surtout (Pl. II, fig. 6 D).

C. L'épicotyle n'est en général pas concurrencé par les rameaux hypocotylaires. Il reste orthotrope, se développe à la même vitesse qu'eux, fleurit et fructifie normalement, le plus souvent même avec une légère avance sur eux. Cette règle n'est cependant pas absolue puisqu'on rencontre dans la nature et dans une même population quelques plantes à tigelle prostrée et peu développée (Pl. III, fig. 7) et d'autres, plus nombreuses, réduites au seul épicotyle (Pl. III, fig. 8). Ce dernier type est particulièrement abondant dans les cultures faites sur sol pauvre, sablonneux et après un semis dense et insuffisamment éclairci.

L. triphylla est donc moins spécialisée morphologiquement que *L. bipartita*. La dominance des pousses hypocotylaires est rare, toutes les tiges ont des feuilles de même forme. La phyllotaxie est plus simple et plus uniforme. Cependant, l'existence d'exceptions à la règle générale laisse entrevoir une certaine malléabilité, donc une possibilité de modifier les tendances naturelles par l'expérimentation.

Parmi les Linaires possédant les mêmes caractères que *L. triphylla*, nous avons pu cultiver et observer *L. reflexa*, *L. hirta*, *L. triornithophora*. Sur cette dernière espèce, les inhibitions d'épicotyle sont fréquentes, ce qui assure une excellente transition avec *L. bipartita*. De plus, les limbes restent verticillés jusqu'au sommet des inflorescences. Au contraire, sur les deux premières, la dominance de l'épicotyle est très marquée, à tel point qu'il est souvent seul représenté (Pl. III, fig. 9).

Le *L. dalmatica* peut être aussi inclus dans ce groupe malgré la disposition irrégulière des feuilles sur les rameaux hypocotylaires. Dans les conditions de nos cultures, il est pluriannuel : fleurissant tardivement et peu la première année, il se reproduit avec le maximum d'efficacité l'été suivant et peut ensuite survivre une ou, très rarement, deux années. Il ne possède pas de stolons souterrains ni un intense bourgeonnement radiculaire comme *L. striata* ou *L. vulgaris*, que nous étudierons ultérieurement. C'est seulement au niveau d'un collet renflé et lignifié que sont engendrées les diverses générations de pousses (Rauh, 1937). L'intérêt de cette espèce est qu'elle présente une grande variabilité dans sa ramification : parfois l'épicotyle est aussi précocement et aussi fortement dominé que sur *L. bipartita* (Pl. III, fig. 10). Parfois il est seul à se développer (Pl. IV, fig. 11). Parfois enfin, des rameaux hypocotylaires apparaissent assez tardivement et évoluent en même temps que lui sans qu'on puisse observer de concurrences.

Troisième exemple : *Linaria supina*.

L. supina est une plante de la flore française où elle est représentée par deux sous-espèces : *L. supina* s. esp. *eu-supina* à tiges grêles, à feuilles

PLANCHE III.

FIG. 7. — *L. triphylla* Mill. : plante adulte sur laquelle l'épicotyle est dominé par les rameaux hypocotylaires.

FIG. 8. — *L. triphylla* Mill. : plante adulte sur laquelle l'épicotyle s'est développé seul.

FIG. 9. — *L. hirta* Mœnch : plante adulte réduite au seul épicotyle. Noter la ramification importante de la tige unique.

FIG. 10. — *L. dalmatica* Mill. : plante jeune sur laquelle l'épicotyle est dominé. (Comparer à la figure 3.)

étroites et glauques, à fleurs présentant une gorge jaune vif, et *L. supina* s. esp. *propinqua* plus robuste, à limbes plus larges et d'un vert plus franc. Ses fleurs présentent enfin une gorge brune. En culture, les deux formes se comportent de façon identique.

A. Les plantules se distinguent aisément de celles de toutes les espèces étudiées ci-dessus par leur phyllotaxie. Au-dessus des cotylédons apparaissent très vite deux paires de limbes en position opposée décussée. Il y a donc à ce moment deux hélices foliaires (Pl. IV, fig. 12 A). Mais aucun entre-nœud ne vient séparer ces quatre feuilles qui forment ainsi un faux verticille.

Peu après, quatre primordiums apparaissent simultanément, sans contiguïté, et se développent au même rythme : on est en présence d'un verticille vrai (Pl. IV, fig. 12 B). Puis des verticilles identiques à ce dernier ou composés de cinq ou six feuilles apparaissent régulièrement jusqu'au voisinage de l'inflorescence. A ce moment, la phyllotaxie devient souvent alterne et le nombre d'hélices foliaires peut diminuer.

L'essentiel est que, pour la première fois, nous sommes en présence d'un épicotyle dont la phyllotaxie n'est plus opposée décussée, mais rappelle au contraire beaucoup celle des rameaux hypocotylaires de *L. bipartita* ou *L. reticulata* (Pl. IV, fig. 13). On peut penser que ce caractère provient d'une multiplication précoce et régulière du nombre des hélices foliaires faisant suite à une impossibilité de séparation des premières paires de primordiums. On ne note cependant aucune modification au niveau des aisselles puisque beaucoup, surtout à la base des tiges, paraissent complètement vides.

B. La morphologie particulière de l'épicotyle est moins frappante pour l'observateur de plantes plus âgées, car les rameaux hypocotylaires, qui sont souvent nombreux, ont le même aspect que lui. Leurs limbes n'ont pas de forme particulière (tableau I). Le nombre de feuilles par verticille est également voisin (tableau II). Le passage à une phyllotaxie alterne se produit régulièrement. Le fait qu'il s'agit avant cela de verticilles vrais échappe à une observation superficielle.

PLANCHE IV.

FIG. 11. — *L. dalmatica* Mill. : jeune plante sur laquelle l'épicotyle est seul développé. Remarquer sa ramification importante.

FIG. 12. — *L. supina* Desf. : vue polaire de jeunes épicotyles.

A : les deux premières paires de feuilles sont initiées successivement et formeront un faux verticille (voir fig. 13).

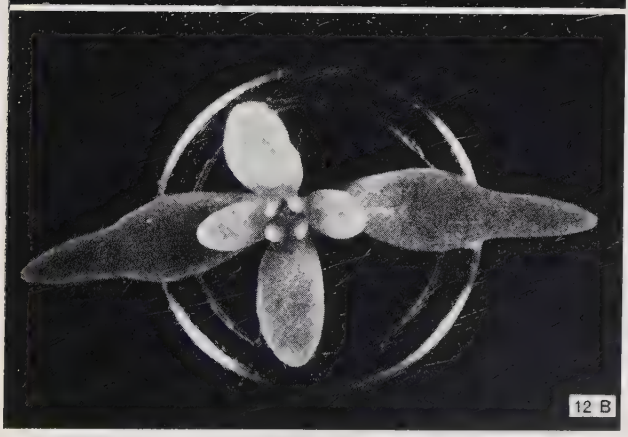
B : après ces deux premières paires de feuilles, un verticille vrai de quatre pièces se forme.

FIG. 13. — *L. supina* Desf. : plantule. On remarque sa phyllotaxie spéciale. (Comparer aux figures 1 et 6 B.)

11

13

12 A


12 B

C. Les rapports entre épicotyles et rameaux hypocotylaires sont identiques à ceux décrits chez *L. triphylla*. Très fréquemment, ils croissent de concert, fleurissent et fructifient ensemble (Pl. V, fig. 14).

Comme chez *L. triphylla*, l'équilibre n'est cependant pas toujours parfait et, dans les plantes issues d'un même semis, on peut trouver des individus à épicotyle très fortement dominant. Dans ce cas, leurs bourgeons axillaires sont souvent très développés (Pl. V, fig. 16). Sur d'autres, la tigelle reste au contraire rampante et peut sur de rares exemplaires mourir avant sa floraison (Pl. V, fig. 15).

En résumé, le niveau de spécialisation morphologique est le même chez *L. supina* et *L. triphylla* (épicotyle florifère, une seule forme foliaire, etc.) et moins grand que chez *L. bipartita*. Mais la phyllotaxie très particulière de l'épicotyle, l'aspect général des plantes, donnent à *L. supina* une originalité incontestable.

On retrouve d'ailleurs cet ensemble de caractères chez de nombreuses autres espèces parmi lesquelles on peut citer *L. Broussonnetii*, *L. amethystea*, *L. alpina*, *L. faucicola*, *L. viscida*, *L. simplex* et *L. arvensis*. Les cinq premières ne présentent aucune particularité notable. Sur les deux dernières, le nombre moyen de feuilles par verticille est de trois au lieu de quatre (tableau II). Les tiges sont plus hautes, plus raides. De plus, la taille des fleurs et certains caractères des graines permettent aux systématiciens de les classer à part (Pl. V, fig. 17). Il est malgré cela certain que *L.* supina peut être prise comme type d'un groupe d'espèces important et particulièrement homogène.

Quatrième exemple : *Linaria (Chænorrhinum) minor* Desf.

Si nous décrivons ici cette espèce que les systématiciens, à juste titre, placent hors du sous-genre *Linariastrum* à cause de son éperon court et de sa gorge incomplètement fermée par les pétales de la lèvre inférieure de la corolle, c'est que, morphologiquement, elle peut être utilement comparée aux types étudiés ci-dessus. Peu spécialisée, elle fait transition entre des formes comme *L. triphylla* et *L. hirta* et d'autres Antirrhinées vraiment différentes comme *Antirrhinum*, *Anarrhinum*, *Maurandia*, etc. Cette faible spécialisation se reconnaît aux caractères suivants :

A. L'épicotyle est toujours dominant (Pl. VI, fig. 18 A), voire même seul présent. C'est seulement sur des exemplaires très vigoureux ou sur des formes polyploïdes comme *L. littoralis* Willd (35) (Pl. VI, fig. 18 B) qu'on observe à l'œil nu, le long de l'hypocotyle, de petites ébauches dont la longueur excède rarement quelques millimètres. Le bourgeonnement hypocotylaire existe donc, mais n'intervient pas dans la ramification normale de la plante. On peut donc imaginer une série partant de genres ou d'espèces sur lesquels aucune prolifération hypocotylaire n'existe

PLANCHE V.

FIG. 14. — *L. supina* Desf. : jeune plante de la sous-espèce *propinqua* montrant le développement équivalent de l'épicotyle (*e*) et des rameaux hypocotylaires (*h*).

FIG. 15. — *L. supina* Desf. : plante en début de floraison sur laquelle l'épicotyle est légèrement moins développé que les rameaux hypocotylaires.

FIG. 16. — *L. Broussonnetii* Nob. : plante à épicotyle dominant très ramifié. Les rameaux hypocotylaires sont cependant nombreux.

FIG. 17. — *L. arvensis (L)* Desf. s.-e. *simplex* (Willd.) D. C. Aspect d'une plante adulte. *ép* = épicotyle.

et aboutissant à *L. bipartita* sur laquelle l'inhibition des épicotyles est de règle. Une série de transitions montre une évolution simultanée des deux types de rameaux sans préséances notables.

B. La phyllotaxie est toujours plus simple que sur les espèces précédentes : l'épicotyle possède, à la base, des feuilles opposées décussées, donc deux hélices foliaires synchrones. Au sommet, sans variation du nombre des hélices, le synchronisme disparaît en même temps qu'apparaissent les premières fleurs. Mais les bourgeons hypocotylaires ont aussi deux hélices foliaires, la disposition et la forme des limbes étant la même que sur l'épicotyle (tableaux I et II). A ce titre, *L. minor* se sépare donc nettement de toutes les autres espèces mentionnées précédemment. Elle ne possède aucune tendance à la multiplication des centres générateurs sur le point végétatif, tendance qui est pour beaucoup dans l'origine du mot Linaire.

C. Le bourgeonnement axillaire est également très particulier. A l'aisselle de chaque feuille, on observe toujours plusieurs bourgeons dont le plus développé, qui est aussi le premier formé, est le plus proche de l'axe principal (Pl. VI, fig. 19 A). A la base de la plante, tous sont végétatifs. Plus haut, l'axillaire d'ordre I donne une fleur, les méristèmes surnuméraires étant des bourgeons feuillés (Pl. VI, fig. 19 B). L'inflorescence n'est d'ailleurs plus une grappe simple mais une anthoclade, car, en plus de la coexistence constante d'éléments reproducteurs et végétatifs, les feuilles restent grandes jusqu'au sommet de l'axe.

Le développement des bourgeons végétatifs d'ordre I est toujours important, certaines ramifications basales étant aussi grandes que l'axe principal lui-même. Cette tendance peut être opposée à l'abondance des aisselles apparemment vides dans le sous-genre *Linariastrum*. Elle est en grande partie responsable de l'aspect buissonnant des plantes, alors que chez les Linaires proprement dites, chaque tige, prise séparément, est souvent grêle et nue. On peut mettre en parallèle ce comportement et le fait, très fréquent chez *L. dalmatica*, *L. supina* ou surtout *L. Broussonnetii*, que la ramification de l'épicotyle varie en fonction inverse du développement des rameaux hypocotylaires (voir Pl. V, fig. 16).

Cinquième exemple : *Linaria striata*.

L. striata est certainement la plus commune des Linaires françaises et celle aussi dont la répartition géographique est la plus vaste. A l'opposé de toutes celles qui ont été passées en revue jusqu'ici, elle est vivace et peut donc être observée à toute époque de l'année. De plus, dans la nature, on peut donc récolter de jeunes plants en automne et en hiver. Ils proviennent de germinations qui ont eu lieu à la fin de l'été. C'est d'ailleurs sur eux que les caractères originaux de l'espèce sont les plus nettement marqués.

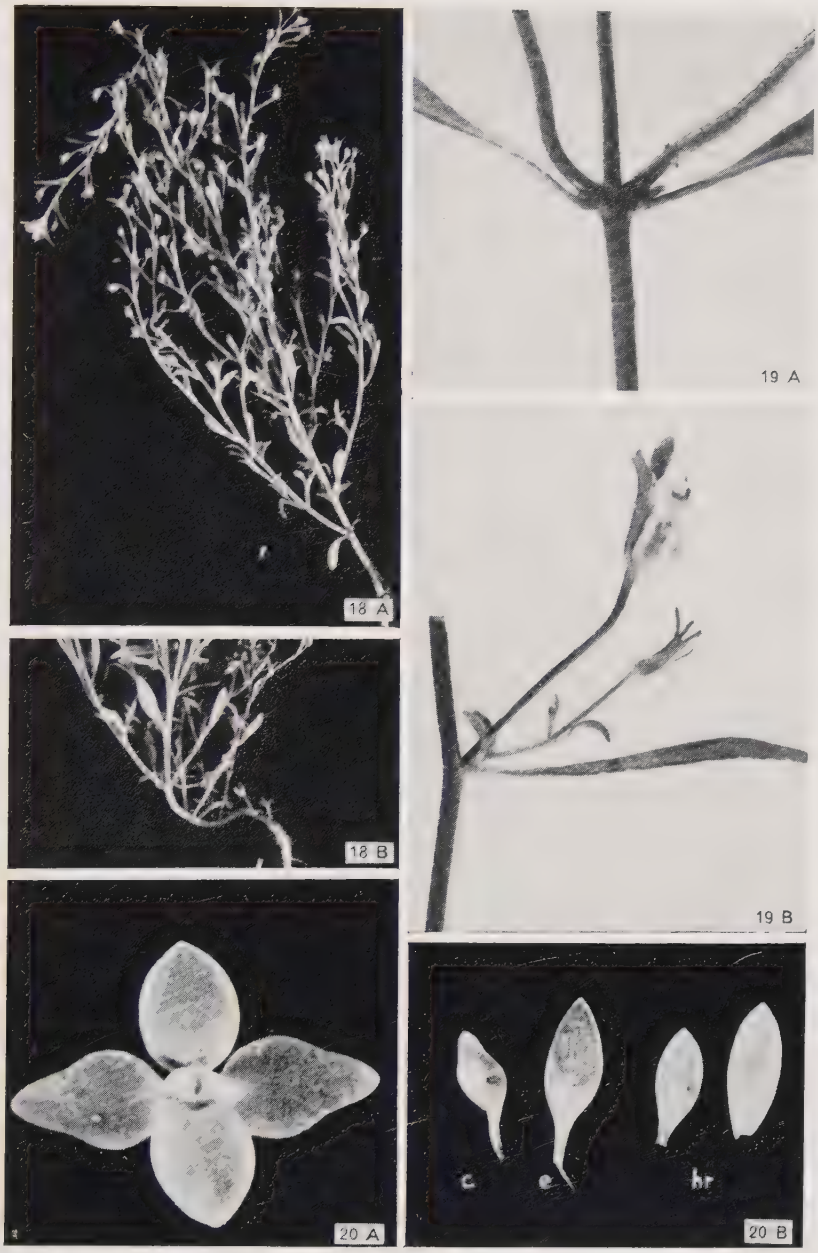


PLANCHE VI.

FIG. 18, *A*. — *L. minor* Desf. : l'épicotyle est seul présent. Il est très ramifié et chaque pousse axillaire est florifère.

FIG. 18, *B*. — *L. minor* Desf. : base d'une plante vigoureuse montrant 2 petits bourgeons hypocotylaires.

FIG. 19. — *L. minor* Desf. : bourgeons surnuméraires. *A* : aisselle des rameaux végétatifs vigoureux de la base d'une plante. *B* : aisselle d'une fleur de la partie médiane de l'inflorescence.

FIG. 20. — *L. striata* D. C. : *A* : morphologie foliaire et phyllotaxie de l'épicotyle.
B : forme des feuilles. Cotylédon (*c*) ; épicotyle (*é*) ; rameau hypocotylaire rampant (*hr*).

A. A première vue, après un semis de printemps, *L. striata* a de nombreux caractères communs avec *L. bipartita* et les descriptions faites de cette dernière lui conviennent parfaitement. L'épicotyle est très fréquemment dominé par les rameaux hypocotylaires nombreux et vigoureux. Ses feuilles larges et courtes ($L/l = 3{,}3 \pm 0{,}5$), opposées, décussées, sont nettement différentes de celles des pousses florifères ($L/l = 13 \pm 1$) (tableaux I et II). Ces dernières se forment à un rythme rapide ; elles sont groupées en hélices foliaires nombreuses et souvent irrégulières (Pl. VI, fig. 20, et Pl. VII, fig. 21 et 22). Dans bien des cas, l'épicotyle meurt avant le début de la floraison.

B. Si on observe le développement d'une plantule en automne, on remarque que pousses florifères et épicotyle ne sont pas les seules tiges existantes. Les premiers bourgeons qui se développent sur l'hypocotyle engendrent en effet des pousses grêles, rampantes, pourvues de feuilles larges et courtes, groupées par trois ou quatre en verticilles bien définis. A part ce nombre d'hélices foliaires un peu plus élevé, ils ont tous les caractères d'un épicotyle (tableau I). Comme un épicotyle, ils ne forment pas d'inflorescence et finissent par se dessécher. Comme un épicotyle, ils montrent de nombreuses aisselles apparemment vides et le rythme de leurs plastochrones est lent. Nous les nommerons hypocotylaires rampants ou hypocotylaires non florifères. Leur nombre est souvent important. Mais, sur les plantules issues de semis printaniers, ils sont réduits à un ou deux et moins bien caractérisés (Pl. VII, fig. 23).

Le passage aux hypocotylaires florifères est d'ailleurs progressif : pour le prouver, on peut prendre comme critère la forme des limbes (rapport L/l) et le nombre d'hélices foliaires. On voit alors (tableau V) que le premier bourgeon hypocotylaire développé a toujours les feuilles les plus larges et les plus courtes et trois feuilles par verticille. Puis le rapport augmente progressivement et on note quatre, puis cinq hélices foliaires. Les tiges sont moins grêles et croissent obliques ou verticales.

C. En même temps, un important système radiculaire se développe. Superficiel, il s'étend loin autour de la plante. Sur ces racines prennent

Planche VII.

Fig. 21. — *L. striata* D. C. : jeune plante montrant l'épicotyle dominé par un rameau hypocotylaire.

Fig. 22. — *L. striata* D. C. : plante adulte. On remarque l'épicotyle desséché (*ép.*).

Fig. 23. — *L. striata* D. C. : jeune plante. Épicotyle à deux hélices foliaires et deux rameaux hypocotylaires non florifères. Toutes les feuilles sont larges et courtes.

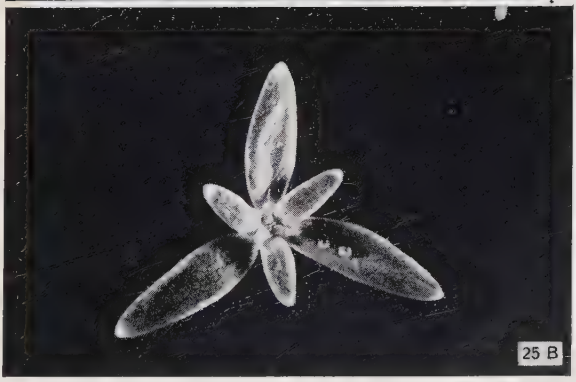
Fig. 25. — *L. chalepensis* Mill. : *A* : forme des feuilles sur l'épicotyle (*é*) ; sur les rameaux hypocotylaires rampants (*hr*) et sur les rameaux hypocotylaires florifères (*hf*).
B : phyllotaxie et forme foliaire sur une pousse hypocotylaire rampante.

21

23

e
hr
hf
25 A

ep
22


25 B

naissance de nouveaux bourgeons qui engendrent toujours des tiges orthotropes florifères très vigoureuses. C'est à ces racines et à ce nouveau type de bourgeonnement adventif que la Linaire striée doit d'être vivace (Pl. VIII, fig. 24). La plupart des touffes rencontrées dans la nature sont constituées uniquement par des pousses radiculaires. La plante mère issue de la graine a depuis longtemps disparu. C'est pour cela que les échantillons d'herbier ne montrent le plus souvent ni épicotyle ni hypocotylaires rampants.

En résumé : *L. striata* montre les mêmes tendances morphologiques que *L. bipartita*, mais nous la considérons comme plus spécialisée : elle possède deux types de rameaux hypocotylaires (*) et des bourgeons radiculaires. Le premier de ces caractères est particulièrement important. Il montre que, même sur des plantes très spécialisées, les méristèmes hypocotylaires ne sont pas obligatoirement déterminés dans le sens floral, donc que la division du travail entre deux types de pousses n'est pas absolue.

Parmi les espèces qui présentent des caractères analogues, on peut citer *L. purpurea*, *L. vulgaris* et surtout *L. chalepensis*.

L. chalepensis est une espèce annuelle ; elle ne possède donc pas de bourgeons radiculaires ; mais c'est elle qui montre les hypocotylaires rampants les mieux caractérisés. Il n'y a même aucune transition entre les rameaux florifères et eux (Pl. VII, fig. 25). Pendant plusieurs semaines, les jeunes plantes sont entièrement prostrées et toutes les tiges, sans distinction, ont des feuilles larges et bien verticillées. Puis, brusquement, des axes orthotropes apparaissent, dont le diamètre est d'emblée trois à quatre fois plus grand que celui des tiges rampantes. Leur croissance est extrêmement rapide, leurs feuilles étroites et longues sont verticillées par quatre à la base, puis disposées irrégulièrement sans que change, en général, le nombre des hélices foliaires (Pl. VIII, fig. 26 et 27). Très vite, elles fleurissent. A ce moment, les tiges rampantes sont jaunies. Lorsque les capsules seront mûres, elles auront entièrement disparu.

Conclusion.

De cet ensemble de descriptions on peut conclure que les Linaires du sous-genre *Linariastrum* forment un enchaînement continu depuis des formes peu différentes de genres voisins d'Antirrhinées (*Antirrhinum*, *Anarrhinum*, *Elatine*, *Cymbalaria*, *Chænorrhinum*) jusqu'à des formes si

(*) Nous avons noté (p. 10 et tabl. III) que, sur *L. bipartita*, parmi tous les hypocotylaires, les premiers formés avaient les feuilles les plus larges et les plus courtes. On peut penser que la tendance à former des rameaux non florifères et rampants est déjà présente, mais qu'elle ne peut s'expliciter clairement. Le comportement de *L. chalepensis* donne plus de vraisemblance encore à cette hypothèse. C'est en effet une espèce annuelle comme *L. bipartita*. Il est donc impossible que le nouveau type de rameau puisse être considéré comme une conséquence de l'état vivace de *L. striata* ou de *L. vulgaris*.

PLANCHE VIII.

FIG. 24. — *L. striata* D. C. : système radiculaire traçant avec nombreux bourgeons adventifs. Toutes les pousses ont les caractères des hypocotylaires florifères.

FIG. 26. — *L. chalepensis* Mill. : plante adulte peu vigoureuse réduite à l'épicotyle, à un rameau hypocotylaire rampant et à deux hypocotylaires florifères dont l'un est nettement plus développé que l'autre.

FIG. 27. — *L. chalepensis* Mill. : jeune plante montrant entre l'épicotyle et un rameau hypocotylaire à limbes larges, une pousse hypocotylaire florifère en croissance rapide (noter la forme spéciale des feuilles).

spéciales qu'elles ne peuvent plus être rapprochées d'aucune autre Scrofulariacée.

A. Sur les premières l'épicotyle est l'organe aérien essentiel ; il engendre, par ses ramifications latérales importantes, un volume assimilateur suffisant et assure aussi par les nombreuses fleurs qu'il porte la reproduction de l'espèce. Le bourgeonnement hypocotylaire est présent, mais n'assure encore aucune fonction importante. Tous les *Chænorrhinum*, des populations entières de *L. hirta* et *L. reflexa*, et même parfois *L. triphylla* sont dans ce cas. Cependant, l'observation des aisselles foliaires permet de mettre à part les *Chænorrhinum* : seuls ils montrent des méristèmes latéraux bien développés avec des ébauches surnuméraires constantes. Sur les *Linariastrum*, au contraire, les aisselles apparemment vides sont nombreuses.

B. Le caractère original des *Linariastrum* se précise lorsque est franchie une étape nouvelle : développement comparable et simultané de l'épicotyle et d'un certain nombre de rameaux hypocotylaires. L'aspect des plantes change alors : l'axe principal buissonnant est remplacé par un faisceau de tiges équivalentes dont aucune ne porte de ramification importante. Ce niveau d'évolution s'observe dans deux groupes d'espèces certainement distincts : celui de *L. supina* et celui de *L. triphylla*. Sur ces plantes aucune autre spécialisation morphologique n'est décelable : toutes les feuilles ont la même forme ; toutes les tiges peuvent fleurir, seule la phyllotaxie présente d'intéressantes différences.

C. Les Linaires les plus complexes sont avant tout caractérisées par la suprématie des rameaux hypocotylaires qui assurent seuls la fonction de reproduction. Ils ont un port, une forme foliaire, une phyllotaxie particulières. Leur vie se prolonge bien au delà de celle de l'épicotyle. Ce dernier assure seulement l'assimilation de la jeune plante durant quelques semaines, puis, devenu rampant, il est progressivement éliminé. L'existence d'espèces vivaces pourvues de bourgeons radiculaires ou d'hypocotylaires rampants à biologie d'épicotyles vient compliquer ce schéma sans le modifier essentiellement.

Il n'y a plus de caractères morphologiques communs à *L. chalepensis* et à un *Chænorrhinum*. Mais on peut passer de l'un à l'autre par toutes les transitions désirées.

D. Il faut souligner enfin l'existence d'exceptions à la morphologie caractéristique de bien des espèces. Cela laisse supposer une certaine malléabilité des caractères dont nous avons suivi l'évolution. On peut envisager un lien possible avec des variations de certaines conditions de nutrition et de milieu, donc une analyse expérimentale approfondie.

E. De même, l'idée de recherches anatomiques et cytologiques s'impose. Comment naissent et se développent les méristèmes hypocotylaires ? La

spécialisation en pousses florifères et non florifères va-t-elle de pair avec une structure et un fonctionnement différents des points végétatifs ? Les aisselles apparemment vides le sont-elles réellement ? Y a-t-il de ce point de vue une différence fondamentale entre les *Chænorrhinum* et les espèces les plus proches d'eux dans le sous-genre *Linariastrum* ?

Tous ces problèmes seront examinés et discutés dans le chapitre suivant.

CHAPITRE II

ÉTUDE ANATOMIQUE

Techniques.

Nous avons utilisé conjointement une technique histologique permettant une facile observation des membranes et une technique cytologique pour l'étude du cytoplasme, du chondriome et des inclusions.

1° Technique histologique. — A. Fixation. — Deux fixateurs ont été employés :

a. *Fixateur de Chamberlain :*

Acide acétique cristallisable	5 cm³
Formol du commerce	5 cm³
Alcool à 70 p. 100	90 cm³

Durée de fixation : vingt-quatre heures.

b. *Fixateur de Helly :*

Il se prépare au moment de l'emploi par mélange des deux solutions suivantes :

Solution A : 9 volumes :

Bichromate de potassium	2,5 g
Chlorure mercurique	5 g
Sulfate neutre de sodium	1 g
Eau distillée	100 cm³

Solution B : 1 volume :

Formol neutre à 40 p. 100.

Durée de la fixation : vingt-quatre heures.

B. Coloration. — La méthode de Foster (69) modifiée par Sharman (155) de l'imprégnation membranaire au tannin nous a donné d'excellents résultats.

Les coupes sont soumises successivement aux traitements suivants :

1. Une minute dans une solution aqueuse de $ZnCl_2$ à 2 p. 100.
2. Rincer à l'eau courante.
3. Cinq minutes dans une solution aqueuse de safranine à 1/25 000.
4. Rincer à l'eau courante.
5. Une minute dans le mélange suivant : orange G, 2 g ; tannin, 5 g ; Hcl concentré, 4 gouttes ; thymol, 1 cristal ; eau, quantité suffisante pour 100 cm³.
6. Rincer à l'eau courante.

7. Cinq minutes dans une solution à 5 p. 100 de tannin dans de l'eau additionnée de thymol.
8. Rincer rapidement à l'eau courante.
9. Deux minutes dans une solution aqueuse d'alun de fer à 1 p. 100.
10. Rincer longuement à l'eau.
11. Amener progressivement à l'alcool absolu.
12. Immerger dans un mélange en proportions 3/1 d'essence de girofle et de toluène.
13. Passer au toluène et monter au baume de Canada.

2° Technique cytologique. — A. Fixation. — Nous avons utilisé uniquement le fixateur de Regaud.

Solution aqueuse de bichromate de potassium à 3 p. 100 ...	4 vol.
Formol neutre à 35 p. 100	1 vol.

La fixation dure quatre jours ; le mélange fixateur est renouvelé chaque jour.

Les pièces sont ensuite postchromisées dans une solution de bichromate de potassium à 3 p. 100 pendant au moins huit jours, puis lavées à l'eau courante pendant vingt-quatre heures.

B. Coloration. — Nous avons suivi la méthode de Regaud qui peut se résumer comme suit :

a. Mordançage pendant vingt-quatre heures dans une solution d'alun de fer et ammonium à 5 p. 100.
b. Lavage à l'eau distillée.
c. Coloration par l'hématoxyline de Regaud (solution préparée au moins six mois à l'avance) :

Hématoxyline cristallisée en solution à 10 p. 100 dans l'alcool à 95 p. 100	1 vol.
Glycérine	1 vol.
Eau distillée	8 vol.

d. Différenciation sous le microscope dans l'alun de fer et ammonium à 2 p. 100.
e. Déshydratation progressive et montage au baume du Canada.

Cette méthode est une des rares permettant d'évaluer correctement l'état de différenciation ou de dédifférenciation d'une cellule.

Origine et premiers stades du développement des bourgeons hypocotylaires.

On sait depuis la dernière mise au point de Rauh (142) que le bourgeonnement hypocotylaire et radiculaire est très répandu chez les Phanérogames sans présenter toutefois une importance aussi grande que chez les Linaires. On sait aussi qu'il prend naissance selon deux modes : une origine épidermique qui a été décrite chez de nombreuses espèces ; une origine profonde (assises les plus internes de l'écorce) plus rare, mais qui a été cependant bien étudiée par Beijerinck (12), Rauh (142) et qui caractérise d'ailleurs surtout les néoformations sur racines.

Il est difficile de savoir d'après les figures publiées si, dans le cas d'une origine externe, l'épiderme est le seul à participer à l'édification du bourgeon. De même l'origine des feuilles à partir du massif méristématique néoformé n'a jamais été étudiée en liaison avec la théorie des hélices foliaires multiples de Plantefol. Ces diverses questions ont été traitées en détail dans une publication antérieure [M. Champagnat 1951 (33)] se rapportant aux jeunes hypocotyles de *L. triphylla*. Nous en résumerons seulement ici les résultats essentiels.

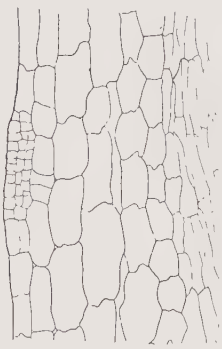
A. *Sur le plan anatomique*, il est possible d'affirmer qu'une cellule épidermique unique (Pl. IX, fig. 28) ou parfois deux cellules adjacentes (Pl. IX, fig. 29) subissent seules les premières mitoses. Elles peuvent former un massif important sans que l'assise sous-épidermique présente le moindre signe d'évolution.

Cependant cette dernière ne reste pas indéfiniment inactive, elle est le siège de cloisonnements d'abord anticlinaux, puis périclinaux, de sorte qu'un deuxième massif cellulaire est engendré, en retard sur le premier, mais néanmoins bien défini (Pl. IX, fig. 30). Il ne participe cependant pas à l'édification du bourgeon, car son évolution cesse rapidement. A aucun moment, il ne tend à pénétrer au sein de l'ébauche qui fait alors saillie extérieurement (Pl. IX, fig. 31). Au contraire, des mitoses analogues à celles dont il a été le siège se produisent dans les assises plus profondes jusqu'au contact des tissus conducteurs. Les cloisonnements anticlinaux sont d'ailleurs seuls présents (Pl. IX, fig. 31). C'est parmi ces cellules allongées radialement qui prennent ainsi naissance que se différencient les premiers éléments du procambium destinés à relier les tissus conducteurs du bourgeon à ceux de l'axe hypocotylé. Ils apparaissent à un moment où ce bourgeon ne présente encore aucun élément conducteur et progressent donc à la fois en direction centripète et centrifuge.

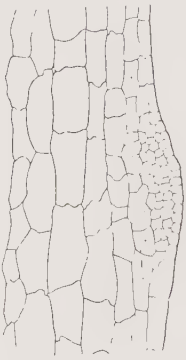
B. *Les observations cytologiques* confirment et précisent les déductions précédentes : il est longtemps possible de distinguer les cellules issues de l'épiderme et celles ayant une origine corticale. Les premières n'ont pas de plastes différenciés alors que les secondes en conservent de nombreux même après s'être divisées abondamment. Sur les coupes où les assises concentriques de cellules ne sont pas bien marquées (coupes obliques), ce critère prouve qu'en aucun cas le bourgeon ne provient de cellules autres qu'épidermiques.

C. Un autre fait frappant est *le lien qui existe entre le caractère cytologique* « méristème primaire » tel qu'il a été défini par Buvat (24-25) et l'*organogenèse* : c'est seulement un peu avant la naissance du premier primordium foliaire et au point précis où il s'édifiera que les cellules acquièrent un noyau central avec un très gros nucléole, un cytoplasme dense avec de nombreuses petites vacuoles punctiformes et un chondriome abondant et très fragmenté. Ces caractères permettent d'affirmer qu'aucune contiguïté

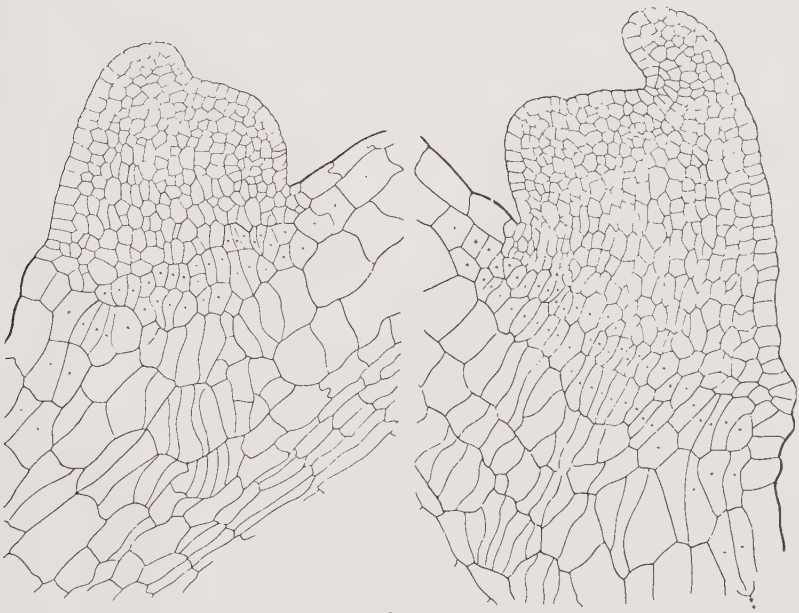
28



29



30



31

PLANCHE IX.

FIG. 28. — *L. triphylla* Mill. : coupes longitudinales dans deux jeunes ébauches hypocotylaires. Une seule cellule épidermique est recloisonnée.

FIG. 29. — *L. triphylla* Mill. : initiation d'un bourgeon hypocotylaire aux dépens de deux cellules épidermiques.

FIG. 30. — *L. triphylla* Mill. : jeune bourgeon hypocotylaire. L'assise sous-épidermique est cloisonnée, mais avec un grand retard sur l'épiderme.

FIG. 31. — *L. triphylla* Mill. : coupes longitudinales dans un jeune bourgeon hypocotylaire. On remarque que le massif faisant saillie provient du seul épiderme. Les assises plus profondes sont cependant recloisonnées très régulièrement. Le procambium prendra naissance à partir de certaines de ces cellules allongées radialement.

n'existe entre les trois premières ébauches foliaires formées. Si elles sont destinées à rester en verticille, elles n'apparaissent cependant pas en même temps. L'une, toujours insérée du côté opposé à l'hypocotyle, précède quelque peu les deux autres qui sont latérales et à évolution simultanée. Or, en vue polaire ou en coupe transversale, les trois massifs de méristème primaire sont toujours séparés par plusieurs assises de cellules restées à l'état de méristème secondaire et très transparentes après fixation et coloration. Ni en surface, ni dans les profondeurs de l'ébauche, on ne peut observer de contact. On peut donc affirmer l'existence de trois centres générateurs de feuilles séparés par un ensemble de cellules différenciées dès l'origine. Ce stade de l'ontogenèse est le plus favorable à de telles observations. Plus tard, sur un point végétatif en fonctionnement, si les règles restent les mêmes, les divers plastochrones sont séparés par des alternances de différenciations et de dédifférenciations toujours très localisées et il n'y a jamais retour à la structure « méristème secondaire » [Buvat (25), Loiseau (119), Lance (108)]. Par conséquent, les images observées ne sont pas aussi démonstratives.

Nous pouvons donc conclure que les bourgeons hypocotylaires de *L. triphylla* sont d'origine purement épidermique et que les feuilles des verticilles successifs (Verticilles vrais) ont une origine distincte en accord avec la théorie des hélices multiples de Plantefol. La portée générale de ces observations a pu être démontrée par l'étude de *L. supina* (publication en cours) et de *L. bipartita*.

Structure et fonctionnement des méristèmes apicaux.

L'étude morphologique a montré l'existence chez les Linaires de deux types de pousses : florifères et dressées ; végétatives et rampantes. Les premières peuvent être aussi bien des épicotyles que des rameaux hypocotylaires (*L. triphylla*, *L. supina*). Les secondes sont le plus souvent des épicotyles (*L. bipartita*, *L. reticulata*), mais comprennent aussi les premiers hypocotylaires formés chez *L. chalepensis* et *L. striata*. On peut donc se demander si à ces deux tendances morphologiques correspondent deux structures et deux modes de fonctionnement distincts des méristèmes terminaux.

Aucune espèce n'ayant montré un comportement vraiment spécial, nous n'étudierons pas séparément chaque groupe morphologique. Nous séparerons au contraire les divers types de structure rencontrés en mentionnant seulement les espèces auxquelles ils se rapportent.

I. — Structure et fonctionnement de l'apex des rameaux non florifères rampants.

L. chalepensis nous servira de type, mais nous avons pu vérifier que le comportement que nous allons décrire se retrouve chez *L. bipartita*, *L. reticulata* et *L. striata*.

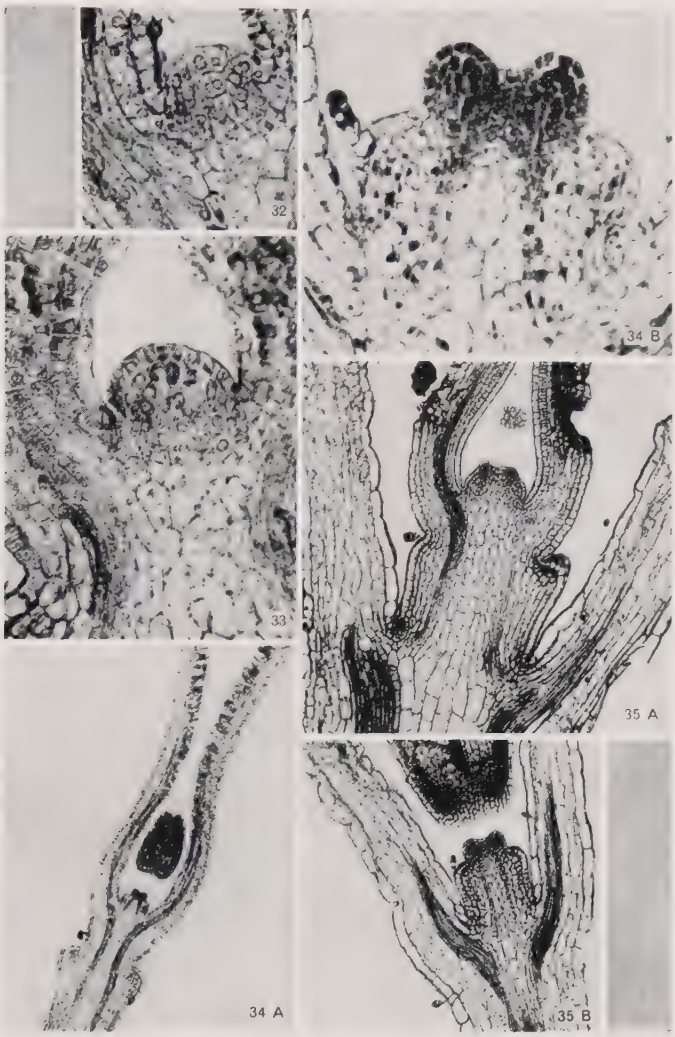


PLANCHE X.

FIG. 32. — *L. bipartita* Willd. : point végétatif entre les deux cotylédons d'une jeune germination.

FIG. 33. — Coupe analogue au niveau de la première paire de feuilles d'un épicotyle.

FIG. 34. — *L. chalepensis* Mill. : *A* et *B* : coupes longitudinales médianes dans le point végétatif d'un épicotyle au début d'un plastochrone. On remarque que la presque totalité de l'apex participe à l'édification des feuilles.

FIG. 35, *A*. — *L. reticulata* Desf. : coupe longitudinale médiane dans un point végétatif d'épicotyle à un stade du plastochrone un peu antérieur à celui de la figure 34. L'anneau foliaire est très net.

FIG. 35, *B*. — *L. bipartita* Willd. : coupe longitudinale médiane dans un point végétatif d'épicotyle à un stade analogue à celui de la figure 34. Le détail des structures est identique.

A. *Au début de la croissance des plantules*, entre les cotylédons ou la première paire de feuilles, se trouve un apex petit (30 à 40 μ), nettement convexe au milieu du plastochrone et uniformément méristématique (Pl. X, fig. 32 et 33). Aucune ébauche de bourgeon axillaire n'est visible. Lorsqu'une paire d'ébauches foliaires se forme aux dépens de ce méristème, elle l'utilise presque en entier, laissant seulement une bande médiane de quelques cellules qui régénérera l'apex et le rendra ainsi apte à engendrer deux nouveaux primordiums.

B. *Sur l'épicotyle plus âgé*, le point végétatif est un peu plus gros et s'aplatit. Il ne dépasse cependant jamais 100 μ dans sa plus grande dimension. Certaines de ces cellules sont différenciées, d'où une hétérogénéité cytologique qui subit, au cours d'un plastochrone, une évolution semblable à celle décrite par Lance (108) ou Loiseau (119). Mais deux des caractères mentionnés au paragraphe précédent se retrouvent et peuvent ainsi être considérés comme très caractéristiques de ce type de pousses : absence de tout bourgeonnement axillaire précoce (Pl. X, fig. 34 A, 34 B, 35 A, 35 B, et Pl. XI, fig. 36) ; utilisation de la presque totalité de l'apex pour l'initiation de chaque paire de feuilles. Des observations anatomiques et cytologiques faites à trois stades différents du plastochrone le prouvent : appelons I le plan sagittal défini comme plan de symétrie des couples de feuilles de rang impair et 2 le plan perpendiculaire au précédent, défini comme le plan sagittal des feuilles de rang pair.

1. La figure 34 A et B montre un apex coupé selon le plan 1 et portant deux ébauches foliaires de 15 à 20 μ de long qui enserrent un apex minuscule formé de 4 à 6 cellules mesurant au total 12 à 15 μ. Cytologiquement, ébauches et apex sont très différents. Les premières sont encore entièrement méristématiques et mettent en évidence avec une grande netteté l'anneau foliaire de Plantefol. La zone médiane est beaucoup plus différenciée : le cytoplasme y est peu colorable, les vacuoles peu nombreuses (2 à 4 en moyenne). Le noyau et surtout le nucléole sont beaucoup plus petits que dans les primordiums foliaires. Le chondriome, s'il reste abondant, présente des formes en tétards ou en haltères groupées autour du noyau.

De toutes les assises de cellules, c'est l'épiderme qui se différencie le plus vite.

La figure 35 prouve que, chez *L. bipartita* ou *L. reticulata*, on peut observer une structure analogue.

Notons enfin qu'à l'aisselle des feuilles les plus grandes il n'y a aucun bourgeon.

2. La figure 36 A-B représente un apex coupé dans le même plan, mais portant des limbes de 600 μ environ. Le point végétatif s'est élargi et comprend maintenant 15 à 20 cellules. La zone méristématique annulaire a perdu de sa netteté et s'est transformée. Les soubassements foliaires se sont différenciés, ainsi que les cellules adjacentes. En progressant vers la zone axiale, on retrouve des éléments cytologiquement plus jeunes, tandis

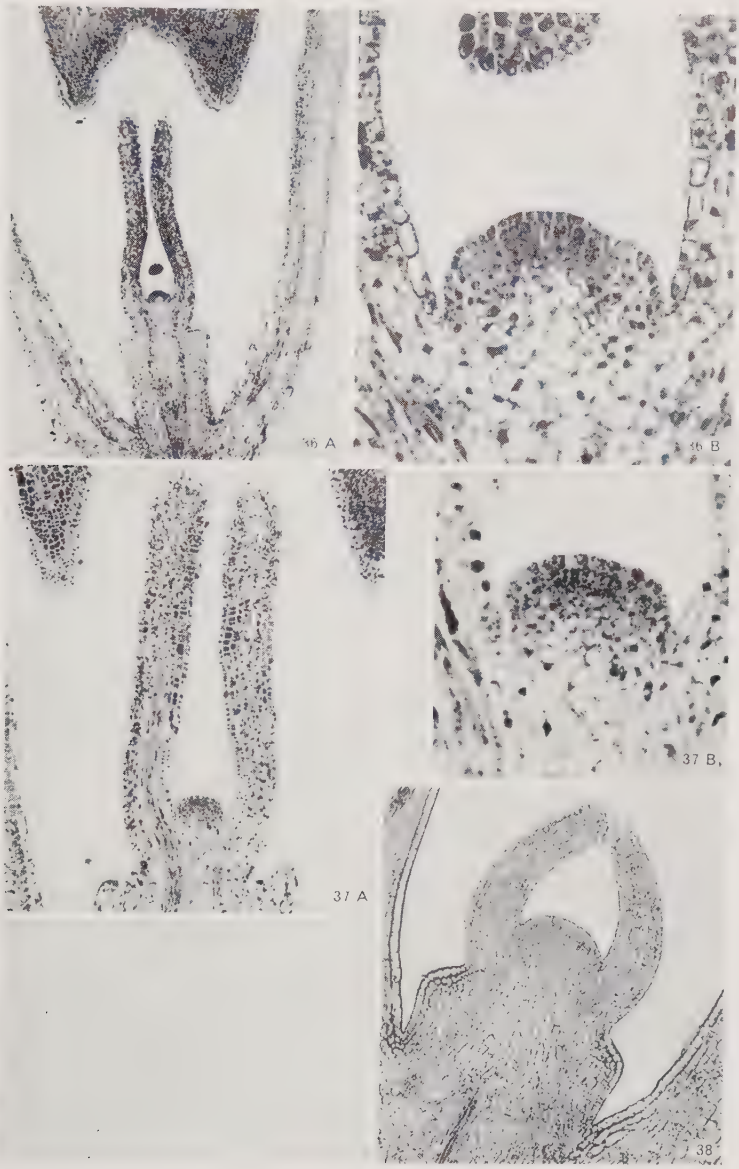


PLANCHE XI.

FIG. 36. — *L. chalepensis* Mill. : *A* et *B* : coupes comparables à celles de la figure 34, mais à la fin d'un plastochrone (voir texte).

FIG. 37, *A* et *B*. — *L. chalepensis* Mill. : coupes comparables à celles des figures 34 et 36, mais au milieu d'un plastochrone (voir texte).

FIG. 38. — *L. triphylla* Mill. : coupe longitudinale médiane dans l'apex d'un jeune épicotyle (troisième paire de feuilles). (Comparer à la figure 37.)

qu'au centre même il y a toujours quelques cellules très différenciées. C'est qu'à ce moment la paire de feuilles suivante est en train de s'édifier et que ses soubassements très méristématiques colonisent à nouveau la plus grande partie du sommet. Un peu plus tard, lorsque les primordiums commencent à faire saillie de quelques μ, une coupe de même orientation est beaucoup moins colorable, parce que la partie axiale a subi une différenciation analogue à celle de la figure 34.

3. Entre ces stades qui représentent les limites extrêmes d'un plastochrone se place la figure 37 A-B (Pl. XI). Les coupes sont faites selon le plan 2, alors que la paire de feuille n° 1 atteint 150 μ et la paire n° 2, 1 mm environ. Les soubassements des feuilles 1 sont totalement différenciés et seule subsiste une zone axiale très méristématique de 10 à 12 cellules, mais dans laquelle cependant les flancs sont les plus dédifférenciés. C'est en ce point qu'apparaîtront les deux nouveaux primordiums. L'anneau foliaire est donc visible avant le début de l'organogenèse. Ce qui est particulier, c'est qu'il s'étend presque jusqu'au centre du point végétatif, alors que, sur de nombreux autres genres et espèces, une zone importante n'est jamais remaniée cytologiquement de façon profonde (Buvat, 26, 27 ; Lance, 107, 108). On remarque qu'à l'aisselle de la paire de feuilles n° 2, il n'y a toujours aucune ébauche méristématique.

Ces observations suggèrent que la spécialisation extrême de ces pousses peut être liée soit comme cause, soit comme effet à cette prédominance foliaire au niveau de l'apex. Peut-être aussi l'absence de bourgeon axillaire en est-elle une conséquence : on pourrait penser que le nombre de cellules qui ne participent pas à la phyllogenèse est insuffisant pour régénérer l'apex et engendrer en même temps une ébauche latérale. L'étude des rameaux florifères va nous permettre de répondre à cette question.

II. — Structure et fonctionnement de l'apex des rameaux florifères.

Pour plus de clarté, nous étudierons les bourgeons terminaux de ces pousses avant, puis au moment de l'apparition de la première fleur et enfin au niveau de la grappe florale. Nous comparerons enfin l'apex des *Linariastrum* et celui des *Chænorrhinum*.

1° L'apex avant l'apparition des fleurs. — *L. triphylla* nous servira de type.

A. La figure 38 (pl. XI) représente en coupe longitudinale un point végétatif au niveau de la 3e paire de feuilles d'un épicotyle et à peu près au milieu du plastochrone. Il est donc comparable à celui de la figure 37.

1° Si la forme générale est la même, les dimensions sont différentes (200 μ au lieu de 60 μ entre les épidermes adaxiaux des primordiums). Sur cette préparation fixée au liquide de Chamberlain et colorée au tannin

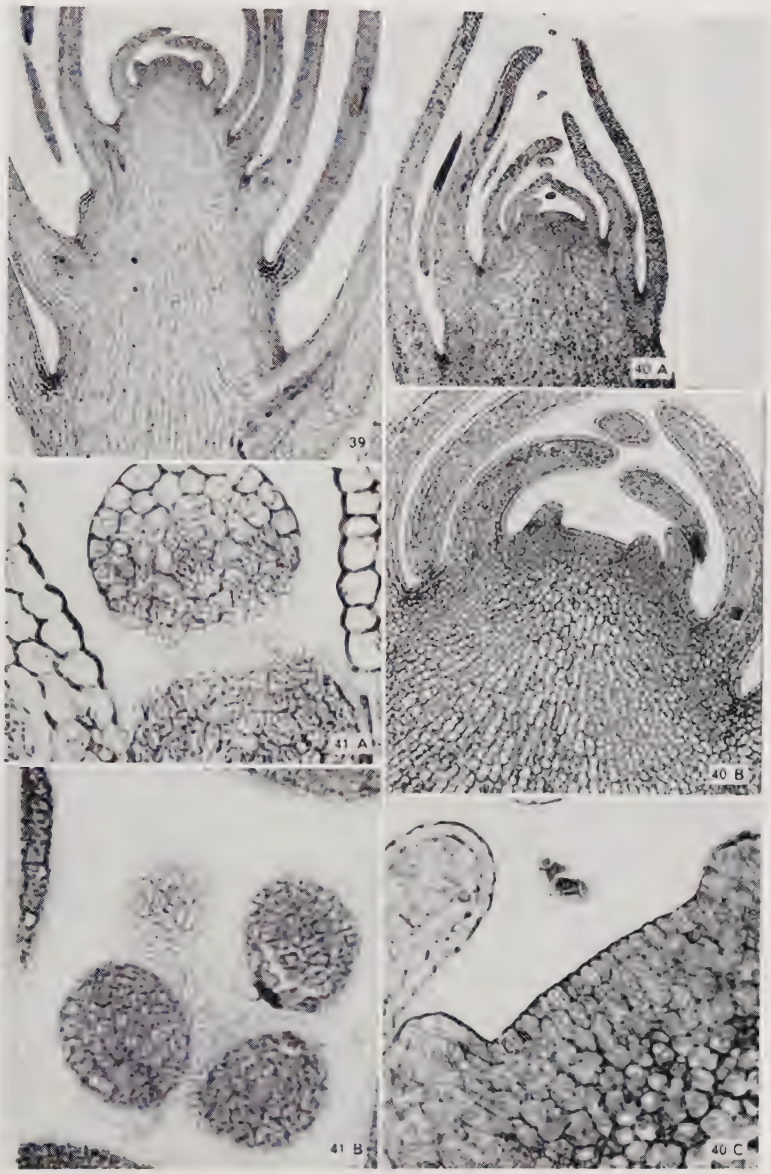


PLANCHE XII.

FIG. 39. — *L. triphylla* Mill. : coupes médianes de l'apex d'un jeune rameau hypocotylaire. La structure est voisine de celle de l'épicotyle de cette même espèce, mais très différente de celui de *L. chalepensis* (fig. 34-37).

FIG. 40, *A*, *B* et *C*. — *L. dalmatica* Mill. : coupes longitudinales médianes dans l'apex de jeunes hypocotylaires florifères. Noter l'absence de méristèmes axillaires.

FIG. 41. — *L. supina* desf. : scalp de deux sommets végétatifs.
A : au niveau de la première paire de limbes au-dessus des cotylédons.
B : au niveau du premier verticille vrai de quatre feuilles.
Les cellules de l'apex participent presque toutes à l'édification des soubassements foliaires.

ferrique, aucune différenciation cytologique ne peut être observée ; mais des apex identiques colorés au Regaud montrent un anneau foliaire bien dessiné, surtout lorsque le plan de coupe est perpendiculaire à celui de la figure 38. De nombreuses cellules axiales en sont exclues ; le matériel foliaire est donc plus localisé. Il ne représente plus la presque totalité de l'apex.

2° Le rythme de formation des feuilles est lent et de ce point de vue très comparable à celui que nous avons observé sur les épicotyles de *L. chalepensis* ou *L. bipartita*. On le prouve en mesurant les longueurs respectives des trois paires de feuilles formées successivement.

3° A l'aisselle des feuilles les plus grandes, sur les coupes longitudinales médianes, aucune ébauche axillaire n'est visible. La concordance avec *L. chalepensis* est donc totale. Mais on ne peut plus prétendre que la prédominance du matériel foliaire est, chez cette dernière espèce, la cause de l'absence de bourgeons latéraux. On peut, au contraire, penser que les aisselles vides sont très répandues chez les Linaires, qu'elles caractérisent dans une certaine mesure beaucoup de leurs pousses.

B. La figure 39 (pl. XII) est une coupe dans un rameau hypocotylaire de *L. triphylla*, peu avant l'apparition des premières fleurs et au début d'un plastochrone : les ébauches foliaires ont 50 μ environ. Une utile comparaison peut donc être faite avec la figure 34 se rapportant à *L. chalepensis* et avec l'épicotyle jeune de la figure 38.

1° Les dimensions générales de l'apex, le diamètre de l'axe au niveau des dernières feuilles sont très différents de ceux de la pousse rampante : 250 μ de diamètre entre la base des primordiums contre 20 μ environ. Ces dimensions passent respectivement à 350 et 70 μ si on mesure en même temps l'épaisseur de ces primordiums : ils occupent donc un tiers des dimensions maximums chez *L. triphylla* contre cinq septièmes chez *L. chalepensis*.

2° L'absence de bourgeonnement axillaire est particulièrement frappante puisque de nombreuses feuilles sont visibles simultanément sur une même préparation et qu'en aucun cas on n'en observe, même lorsque la section des limbes est parfaitement médiane.

3° Une autre remarque concerne le rythme de formation des feuilles. Il est beaucoup plus rapide non seulement que celui d'un épicotyle de *L. chalepensis*, mais aussi que celui de l'épicotyle de *L. triphylla* de la figure 38. Si on prend comme critère la différence de taille entre les feuilles du dernier et de l'antépénultième verticille formé, on trouve un rapport de 1/3 (50 et 350 μ) contre 1/50 (20 et 1 000 μ) chez *L. chalepensis* et 1/20 sur l'épicotyle de *L. triphylla*. Mais alors que, chez la première espèce, le rythme des plastochrones reste lent durant toute la vie de la pousse, sur l'épicotyle de la seconde il s'accélère progressivement et, peu avant la floraison, il est devenu aussi rapide que sur le rameau hypocotylaire étudié ici.

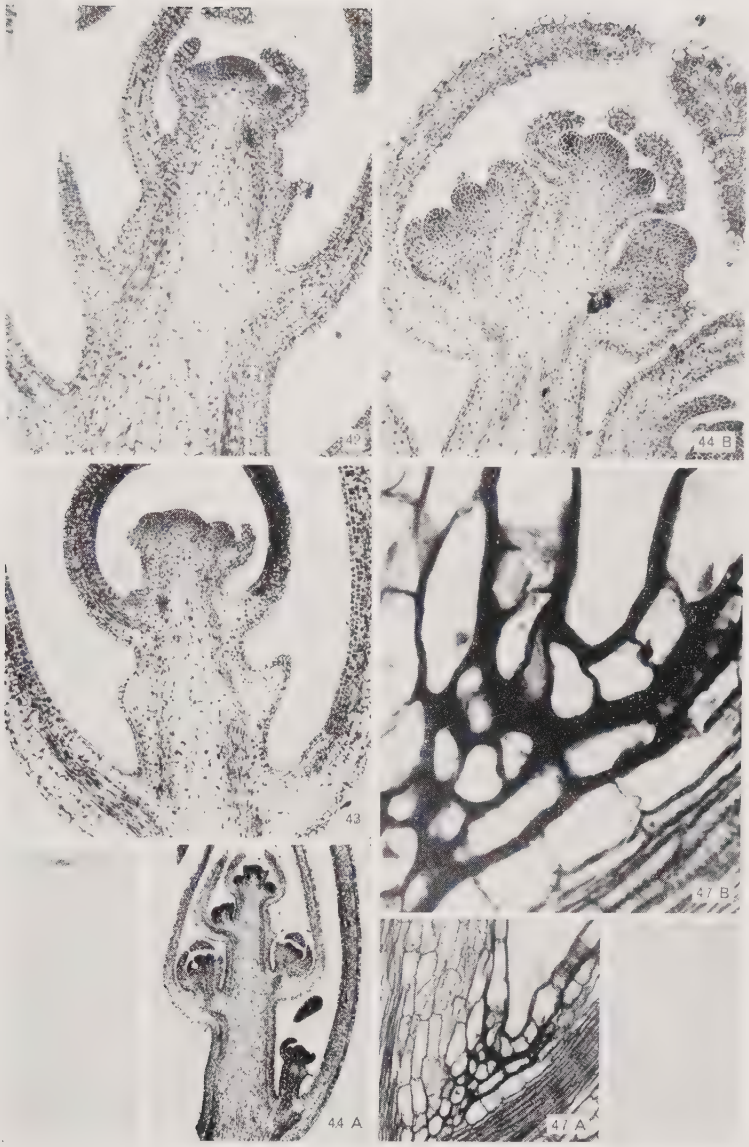


PLANCHE XIII.

FIG. 42. — *L. chalepensis* Mill. : coupe longitudinale médiane d'un jeune rameau hypocotylaire florifère peu avant l'initiation de la première fleur. L'apex est très différent de celui d'un épicotyle (fig. 34). On note l'initiation précoce d'un bourgeon axillaire.

FIG. 43. — *L. striata* : coupe longitudinale dans un jeune hypocotylaire florifère peu avant l'initiation des premières fleurs. La structure est identique à celle de la figure 42.

FIG. 44, *A* et *B*. — *L. striata* D. C. : coupes longitudinales dans l'apex d'hypocotylaires florifères après l'apparition des fleurs. On remarque (fig. 44, *A*) le seul bourgeon végétatif formé qui engendre de nouveaux axillaires très près de son méristème terminal. Les premiers stades de formation des fleurs sont identiques à ceux des bourgeons (voir fig. 42 et 43).

FIG. 47, *A* et *B*. — *L. chalepensis* Mill. : coupes longitudinales médianes d'aisselles de feuilles adultes : absence de cellules méristématiques. Quelques cloisons dans l'assise sous-épidermique (voir texte).

Sur *L. triphylla*, l'apex des rameaux hypocotylaires ressemble beaucoup à celui des épicotyles. Les deux types de rameaux, dont la destinée est la même, sont édifiés par des méristèmes analogues.

C. *Portée générale de ces observations.* — La structure de tous les rameaux hypocotylaires florifères est analogue à celle observée chez *L. triphylla*. La figure 40 (Pl. XII) se rapporte à un bourgeon hypocotylaire de *L. dalmatica* en développement rapide au printemps de la deuxième année.

Au contraire, la figure 41 représente, mais en coupe transversale cette fois, un apex épicotylaire de *L. supina* au niveau du deuxième verticille, c'est-à-dire sur une plantule très jeune. On remarque la petite taille du méristème et l'initiation simultanée de quatre primordiums. La zone centrale inutilisée est restreinte. Pas plus qu'en coupe longitudinale, on ne remarque de méristème axillaire. On est en présence d'un apex à prédominance foliaire comme chez *L. chalepensis*.

2° L'apex au moment de l'apparition des premières fleurs. — Chez toutes les espèces, l'apparition de la première fleur est immédiatement précédée par la formation d'un à trois bourgeons axillaires végétatifs (Pl. XIII, fig. 42 et 43). Rien, à part cela, ne semble modifier anatomiquement ou cytologiquement la structure de l'apex. Il est vraisemblable que des changements physiologiques, indécelables au microscope, se produisent comme conséquence de la maturité de floraison. Soulignons que :

a. Le diamètre du point végétatif n'a pas augmenté, ce qui prouve bien que l'absence de bourgeons latéraux n'est pas la conséquence d'un volume tissulaire insuffisant.

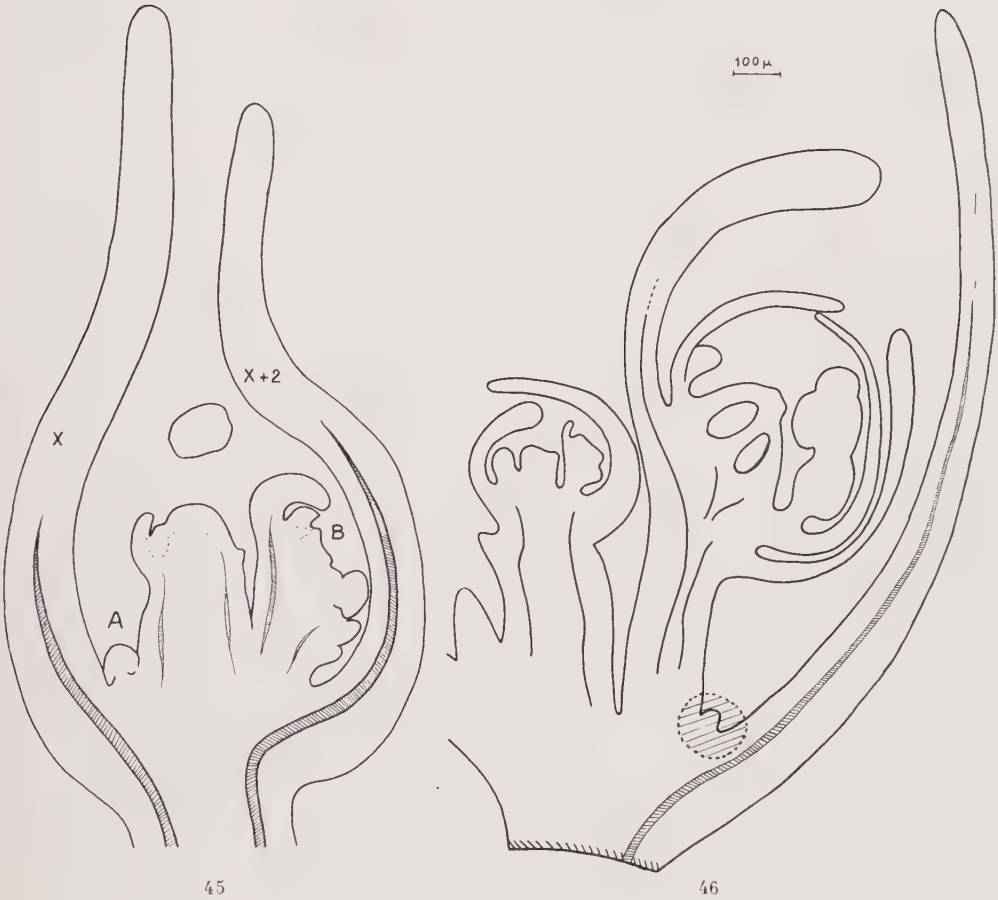
b. Le contraste est frappant entre épicotyle et rameaux florifères de *L. chalepensis*. Des photographies identiques pourraient être données pour *L. striata* et *L. bipartita*.

L'ontogénie de ces bourgeons axillaires précoces sera étudiée en détail ultérieurement.

3° L'apex après l'apparition des fleurs. — Pour montrer la grande uniformité de structure dans le sous-genre *Linariastrum*, *L. striata* nous servira cette fois d'exemple (fig. 44). Les primordiums qui n'apparaissent plus en verticilles réguliers possèdent très vite à leur aisselle des ébauches florales. Celles-ci, au lieu d'être inhibées comme le sont les bourgeons végétatifs, continuent à croître rapidement et à se différencier, rejetant sur le côté l'axe principal (M. Champagnat, 1954, *b*).

L'apex lui-même est peu modifié. Comme les feuilles se forment une à une, l'anneau initial est moins net qu'aux stades précédents; mais, si on observe cytologiquement l'évolution cellulaire dans la zone adjacente à un primordium, on retrouve la succession des stades décrits par Loiseau (119) sur *Impatiens Roylei*.

***4° Comparaison de l'apex des pousses florifères des* Linariastrum *et des* Chænorrhinum.** — La figure 45 représente une coupe longitudinale



45 46

PLANCHE XIV.

FIG. 45. — *L. minor* Desf. : coupe longitudinale dans un apex au moment de l'initiation des premières fleurs. On remarque le dernier bourgeon végétatif (*A*) très inhibé par rapport à la première ébauche florale (*B*).

FIG. 46. — *L. minor* Desf. : coupe longitudinale médiane dans la région apicale de l'épicotyle près de terminer sa croissance : on remarque la petite taille de l'apex, la très rapide croissance des fleurs et la présence de bourgeons surnuméraires (hachures).

médiane d'un épicotyle après l'initiation des premiers boutons et la figure 46 celle d'un axe ayant déjà engendré de nombreuses fleurs. La similitude de forme de l'apex avec celle des rameaux florifères des *Linariastrum* est frappante, bien que les dimensions soient plus réduites.

La première et importante différence est l'absence totale d'aisselles vides. Chaque bourgeon latéral est identique à ceux qui, chez les *Linariastrum*, précèdent la formation des premières fleurs. La seconde est l'existence de bourgeons surnuméraires sur toute la tige : ils apparaissent à la base abaxiale de l'axillaire d'ordre 1 ou à la base du pédoncule floral. Leur ontogenèse sera précisée à la fin de ce chapitre.

Comme le laissait supposer l'étude morphologique, un *Chænorrhinum* est donc une Linaire sur laquelle le bourgeonnement latéral est très intense et parfaitement normal. C'est pourquoi on peut définir les *Linariastrum* comme des plantes ayant perdu l'aptitude à initier des méristèmes axillaires avant un certain stade de développement proche de la maturité de floraison.

En conclusion, l'étude anatomique comparée des méristèmes apicaux des Linaires a montré :

1° Une corrélation étroite entre les caractères morphologiques des pousses, la structure anatomique et le fonctionnement de leur apex. Les rameaux rampants, purement végétatifs, ont des méristèmes terminaux à « prédominance foliaire » très particuliers qui les séparent de tous les rameaux dressés florifères ; épicotyles ou hypocotylaires, à l'exception de ceux de *L. supina*. Les points végétatifs sont alors semblables à ceux des autres dicotylédones étudiées jusqu'ici (26, 27, 66, 107, 129, 184).

2° La présence de nombreuses aisselles vides au voisinage de l'apex. C'est là un caractère très général observable sur toutes les pousses de tous les *Linariastrum* qui se séparent ainsi des *Chænorrhinum*. On ne sait toutefois pas encore s'il s'agit seulement d'une initiation différée (se faisant normalement à une grande distance du sommet) ou si l'absence d'ébauches persiste durant toute la vie de la pousse. Pour le savoir, nous étudierons non plus des coupes de bourgeons terminaux, mais des aisselles de feuilles adultes.

3° La formation soudaine de quelques bourgeons axillaires normaux immédiatement avant l'apparition des fleurs. Ce fait, très général, matérialise peut-être un changement physiologique invisible cytologiquement.

Les aisselles foliaires et leur évolution.

Nous venons de montrer l'intérêt de leur étude détaillée. Nous savons qu'au voisinage du point végétatif, avant la mise à fleurs, il n'y a aucune ébauche à l'aisselle des feuilles. Pour décider s'il s'agit d'une absence définitive ou temporaire, nous avons, sur des plantes âgées, fixé séparément les nœuds 1, 3, 5, 7 en partant de la base des tiges, cotylédons exclus. Plus rarement, des aisselles de feuilles grandes, mais non encore adultes, ont été choisies pour l'étude des transitions entre méristèmes et tissus totalement différenciés.

Nous avons ainsi pu faire de nombreuses observations qui se sont révélées particulièrement variées. Soulignons dès maintenant que, s'il existe des aisselles vides correspondant à des limbes adultes, des dédifférenciations axillaires localisées et tardives sont très fréquentes. Elles intéressent généralement l'épiderme et parfois l'assise sous-épidermique. Mais ces tissus ne réagissent pas de façon uniforme comme sur les hypocotyles, d'où une grande diversité dans le détail de l'édification des bour-

geons. Par contre, nous n'avons noté aucune différence qualitative entre les divers nœuds étudiés. Les différentes espèces se comportent également d'une façon très uniforme. Aussi pourrons-nous décrire les bourgeons sans nous référer au niveau d'insertion sur la tige ou à l'espèce étudiée, quitte à souligner certaines tendances spécifiques particulières ou certaines variations quantitatives dans la répartition des types de bourgeonnement. Nous étudierons successivement les aisselles vides, les initiations purement épidermiques, puis celles où l'épiderme n'est plus la seule assise active. Nous comparerons ensuite ces ontogenèses spéciales à celle plus banale qui s'observe avant l'initiation des premières fleurs et au mode de formation des bourgeons normaux et surnuméraires chez *Chænorrhinum*.

I. — Les aisselles vides.

Nous nommerons ainsi celles qui ne présentent aucune ébauche de bourgeon si petite soit-elle, c'est-à-dire aucune cellule dédifférenciée, donc plus méristématique que ses voisines, au point de jonction de la tige et de la feuille ou au voisinage immédiat de ce point, et ceci tant dans l'épiderme que dans les assises plus profondes. Chez toutes les espèces, de nombreuses aisselles répondent à cette définition, mais plus rares sont les cas où il est évident qu'aucune évolution autre qu'une différenciation continue n'a eu lieu depuis la formation du primordium foliaire. Le plus souvent, on observe des recloisonnements dont rien d'ailleurs ne laisse supposer qu'ils aient pu être en relation avec un bourgeonnement. Ces structures plus complexes font penser que des dédifférenciations suivies de mitoses très localisées dans le temps et dans l'espace ont pu se produire entre le moment où la feuille a quitté le bourgeon terminal et celui où elle a atteint l'âge adulte. Il est utile de les décrire car ils s'observent fréquemment et ils pourront être mis en relation avec certaines initiations de bourgeons.

1° Les aisselles vides les plus simples. — La figure 47 AB (Pl. XIII) représente un exemple typique pris chez *L. chalepensis*. Sur ces coupes longitudinales médianes, faites après fixation au liquide de Regaud, toutes les cellules de l'aisselle sont différenciées : le cytoplasme est réduit à une mince pellicule contre la membrane, le noyau très petit n'est que rarement visible. Au niveau de l'aisselle, au point de jonction de la tige et de la feuille, existe une sorte de « coin » de collenchyme plus ou moins développé (Pl. XV, fig. 48 B), mais dont les cellules restent vivantes. L'épiderme n'a subi aucun recloisonnement, ni aucune déformation qui puisse indiquer qu'un méristème plus profond ait pu exister. Il est certain que quelques mitoses ont eu lieu dans l'assise sous-épidermique, mais les cellules filles n'ont gardé aucun caractère méristématique. Il en résulte cependant une correspondance moins nette entre les assises de l'axe et celles du pétiole : il sera donc plus difficile que sur les hypocotyles de pré-

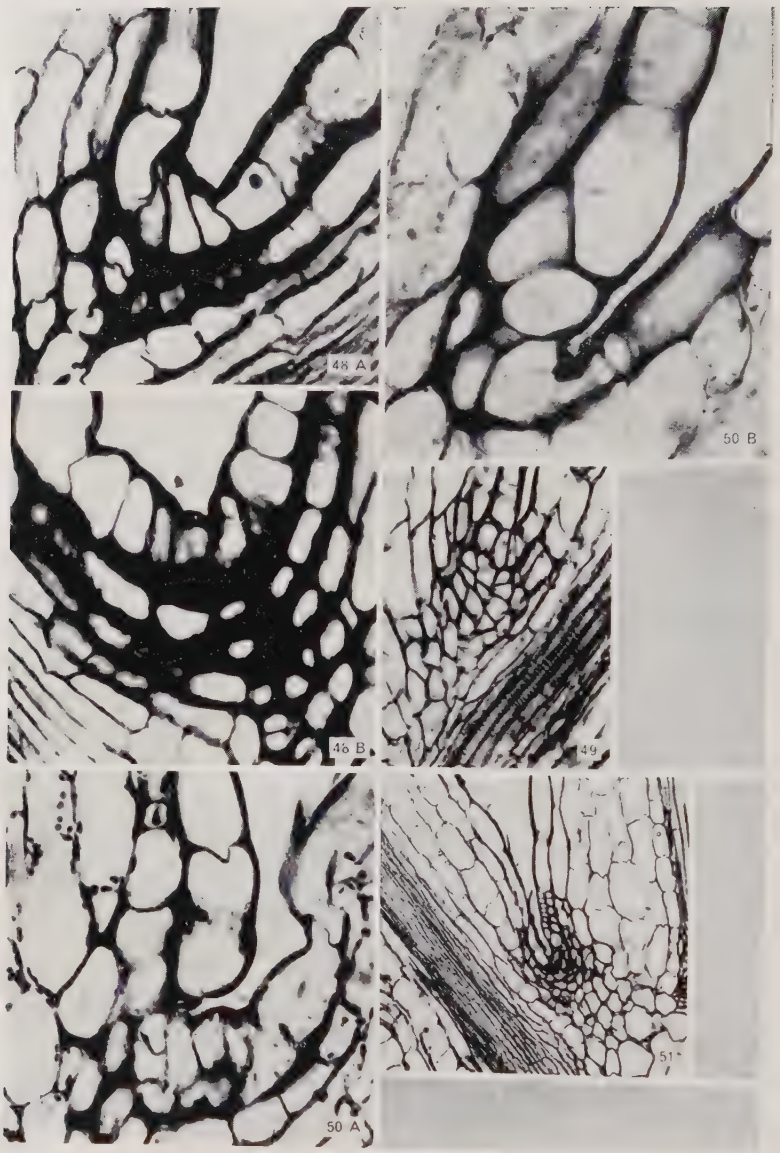


PLANCHE XV.

FIG. 48, *A*. — *L. chalepensis* Mill. : coupe longitudinale médiane montrant une aisselle vide (épicotyle).

FIG. 48, *B*. — *L. dalmatica* Mill. : épicotyle. Aisselle vide collenchymateuse.

FIG. 49. — *L. striata* D. C. : aisselle vide recloisonnée. Trois rangées de quatre cellules sur la coupe longitudinale médiane choisie.

FIG. 50. — *L. striata* D. C. (*A*) et *L. bipartita* Willd. (*B*) : aisselles vides avec épiderme recloisonné.

FIG. 51. — *L. bipartita* Willd. : aisselle vide à épiderme recloisonné très régulièrement. Noter la position sur la tige de la cellule ayant subi les mitoses. Comparer à la figure 55 et suivantes.

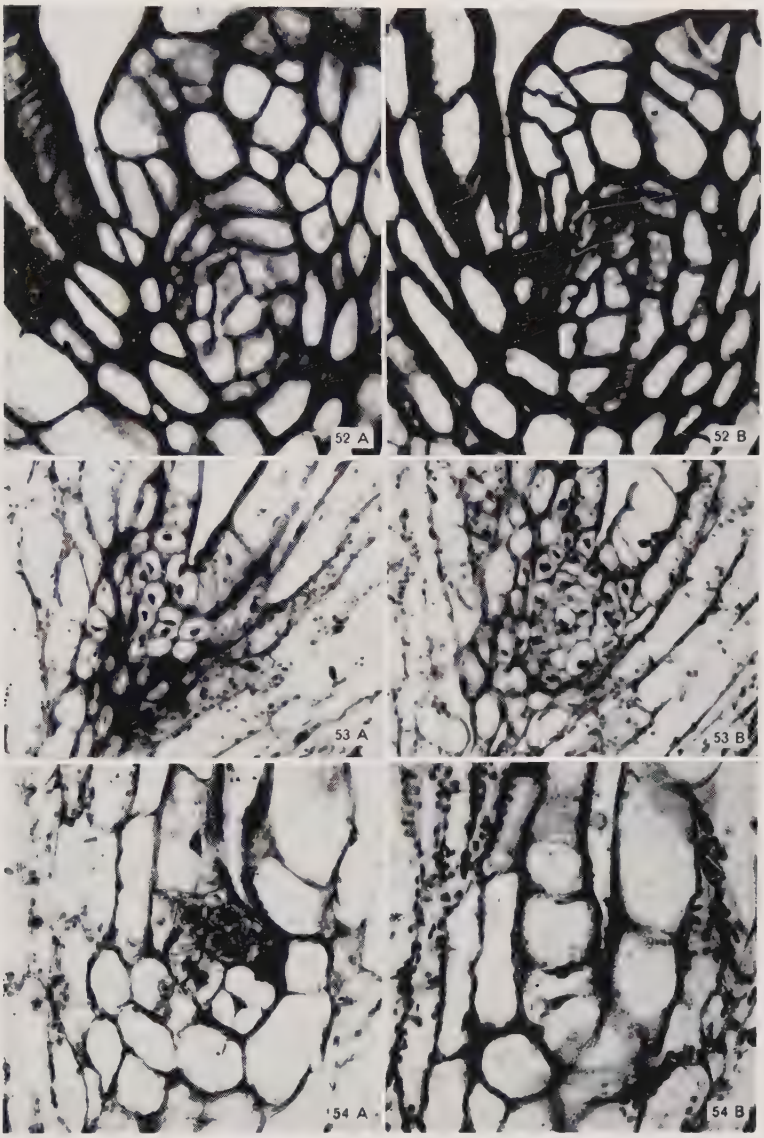


PLANCHE XVI.

FIG. 52, *A* et *B*. — *L. striata* D. C. : aisselle vide à épiderme et assise sous-épidermique également recloisonnés. On remarque le massif subsphérique profond comparable à celui de la figure 49.

FIG. 53, *A* et *B*. — *L. dalmatica* Mill. : aisselles vides complexes. Les recloisonnements de l'épiderme sont beaucoup moins nombreux que ceux des assises plus profondes.

FIG. 54, *A* et *B*. — *L. chalepensis* Mill. : jeune bourgeon axillaire épidermique. La coupe photographiée en B est distante de 15 μ seulement de celle représentée en A. L'ébauche méristématique est donc localisée dans une seule cellule.

ciser le lieu exact d'une initiation lorsque nous en verrons se produire à cet endroit.

2° Les aisselles vides plus complexes. — *a.* Certaines se rapprochent beaucoup du type précédent. Les recloisonnements de l'assise sous-épidermique sont seulement plus nombreux et surtout orientés d'une manière plus précise. Ils tendent à former un massif sub-sphérique enclos dans le « coin » collenchymateux. Ce massif n'est pas méristématique, mais il est cependant moins différencié que les cellules qui l'entourent. Il donne ainsi l'impression d'un îlot susceptible de subir une nouvelle évolution et peut-être d'engendrer un bourgeon (Pl. XV, fig. 49).

b. Sur d'autres, l'épiderme lui-même a subi des mitoses au voisinage de la jonction tige-feuille. Le plus souvent, elles sont localisées sur la tige tout en restant très proches de l'aisselle. Si on ne tenait aucun compte de l'état cytologique de ces cellules, on pourrait les considérer comme de très petits bourgeons épidermiques, mais, comme précédemment, leur état de différenciation ne diffère en rien de celui des éléments voisins.

Dans certains cas (Pl. XV, fig. 50 A), les cloisonnements sont irréguliers et peu nombreux ; ils intéressent une (Pl. XV, fig. 50 A et B) ou deux cellules épidermiques.

Dans d'autres cas, plus rares, ils prennent un aspect plus symétrique comme si une première cloison périclinale avait été suivie de divisions anticlinales répétées. L'épaisseur des membranes est d'ailleurs plus grande sur la moitié la plus proche de la zone collenchymateuse comme s'il existait, à ce niveau, un véritable gradient de différenciation (Pl. XV, fig. 51).

c. Les deux types précédents peuvent se rencontrer ensemble sur un même échantillon sans d'ailleurs présenter un aspect uniforme. Parfois (Pl. XVI, fig. 52), on est en présence d'une simple juxtaposition des mitoses épidermiques et sous-épidermiques. Leur localisation est toujours strictement définie, leur importance réciproque est à peu près la même.

Parfois, au contraire, l'évolution sous-épidermique est, de beaucoup, la plus importante et les recloisonnements superficiels sont rares (Pl. XVI, fig. 53 A et B), sur une série de coupes, toutes n'en présentent pas (fig. 53 B). De plus, à l'aisselle même, la limite entre les deux assises n'est pas nette, et il est difficile d'affirmer que l'épiderme n'a pas participé à l'édification du massif subsphérique décrit ci-dessus (fig. 53 B).

Les aisselles vides sont donc nombreuses sur une tige adulte de Linaire. Aucune espèce ne semble en posséder plus qu'une autre sauf, peut-être, *L. chalepensis*. On en rencontre pratiquement sur tous les épicotyles, avant l'apparition des fleurs lorsqu'ils participent à la reproduction, jusqu'au niveau de la dernière paire de feuilles lorsqu'ils sont rampants et végétatifs.

L'étude des hypocotylaires rampants de *L. chalepensis* a montré les mêmes caractères.

Un fait supplémentaire mérite d'être souligné : les cellules recloisonnées des exemplaires les plus complexes ont toujours la même position, elles sont situées exactement en face de l'aisselle dans l'assise sous-épidermique ou sur la tige au voisinage immédiat de l'aisselle sur l'épiderme.

Tout se passe comme s'il y avait là deux « points sensibles », deux zones particulièrement aptes à subir des mitoses, donc des dédifférenciations cellulaires plus ou moins poussées. Aucune ne correspond au centre d'initiation d'un bourgeon axillaire normal puisque c'est dans la deuxième assise sous-épidermique qu'il s'observe le plus généralement.

Mais, si une ultime différenciation ne s'était pas produite, on serait en présence de véritables bourgeons inhibés très tôt, les uns purement épidermiques, les autres sous-épidermiques, d'autres encore, à la fois épidermiques et sous-épidermiques. Les descriptions suivantes vont d'ailleurs montrer que ces éventualités se réalisent et qu'ainsi de nombreuses transitions existent entre les aisselles vides les plus simples et des bourgeons axillaires nettement caractérisés.

II. — Les bourgeons épidermiques axillaires.

Comme précédemment, nous décrirons les divers types existants, des plus simples aux plus complexes. Un des caractères les plus importants étant la localisation précise de leur initiation, nous essayerons d'en comprendre la cause. Nous remarquerons aussi l'état très varié de leur développement : il faut, à ce propos, rappeler que toutes les coupes sont faites sur des tiges âgées, à l'aisselle de feuilles adultes. On ne peut donc être en présence des premiers stades d'évolution analogue à celle que nous avons décrite sur les hypocotyles. Ces bourgeons sont, au contraire, totalement inhibés et ne se développeront plus jusqu'à la mort de la pousse. C'est donc l'état dans lequel les a saisis cette inhibition qui varie.

1° Les bourgeons épidermiques unicellulaires. — Les figures 54 (Pl. XVI) et 55 (Pl. XVII) en montrent deux exemples pris chez *L. chalepensis*. On voit que :

1° Une seule cellule s'est recloisonnée.

2° Cytologiquement, toutes les cellules sœurs sont beaucoup moins différenciées que les cellules épidermiques ou sous-épidermiques voisines. On est donc bien en présence d'un très petit bourgeon.

3° L'extension de l'ébauche n'est pas plus importante latéralement que longitudinalement. Les deux coupes de la figure 54 et 55 sont, en effet, les seules à présenter les cloisonnements caractéristiques. En dehors d'elles, l'aisselle apparaît vide et est alors comparable à celles décrites au paragraphe précédent.

4° La localisation du bourgeon est très précise. C'est la première cellule de la tige, adjacente à l'aisselle, qui a évolué. Elle est donc située exactement au « point sensible » défini ci-dessus. La seule différence entre ce

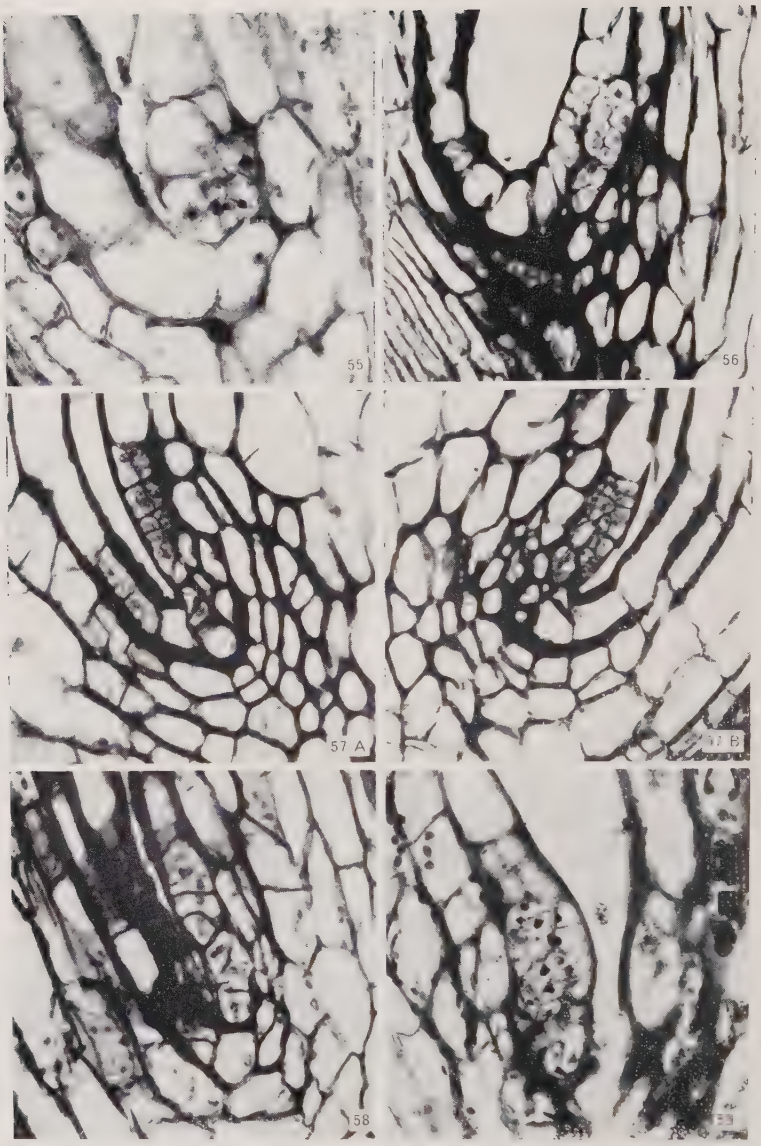


PLANCHE XVII.

FIG. 55. — *L. chalepensis* Mill. : jeune bourgeon axillaire épidermique. Une seule cellule est recloisonnée et dédifférenciée.

FIG. 56. — *L. dalmatica* Mill. : bourgeon épidermique axillaire ébauché à partir de plusieurs cellules.

FIG. 57, *A* et *B*. — *L. bipartita* Willd. : bourgeon axillaire formé par le recloisonnement et la dédifférenciation de 2 à 3 cellules épidermiques. Noter l'épaisseur des membranes dans le massif méristématique et comparer avec la figure 51.

FIG. 58. — *L. supina* Desf. : bourgeon axillaire formé aux dépens de 2 cellules épidermiques. Noter la position similaire des ébauches dans les figures 54 à 59.

FIG. 59. — *L. supina* Desf. : bourgeon axillaire formé aux dépens de 3 cellules épidermiques. On remarque quelques cloisonnements dans l'assise sous-épidermique. Comparer avec la figure 30 se rapportant à l'initiation des bourgeons hypocotylaires.

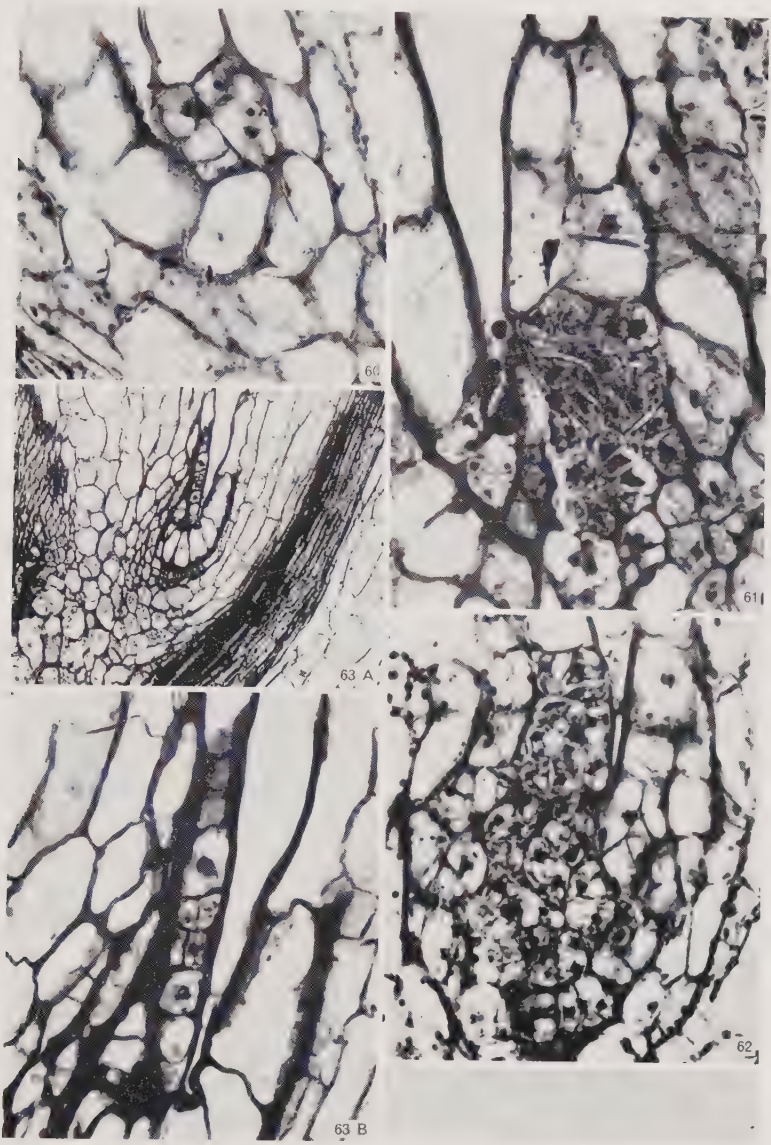


PLANCHE XVIII.

FIG. 60. — *L. chalepensis* Mill. : bourgeon axillaire formé aux dépens d'une cellule unique. L'épiderme était préalablement dédoublé (absence de plastes) comme dans la figure 50 et cependant l'ébauche est localisée dans la moitié la plus externe. Comparer avec les figures 55 et 54.

FIG. 61. — *L. chalepensis* Mill. : bourgeon axillaire plus étendu que les précédents. Il s'est formé sur un épiderme préalablement dédoublé. Il occupe une position plus nettement axillaire.

FIG. 62. — *L. chalepensis* Mill. : bourgeon axillaire s'étendant à la fois sur la tige et sur la base du pétiole. Le centre de croissance rapide est cependant sur la tige au point habituel. L'assise sous-épidermique est nettement recloisonnée et dédifférenciée localement.

FIG. 63, *A* et *B*. — *L. reticulata* Desf. : bourgeon épidermique étendu sur la tige. Aucun recloisonnement n'est visible dans l'assise sous-épidermique.

bourgeon et les recloisonnements des figures 50 et 51 est, dans le cas présent, le maintien et l'accentuation d'un état méristématique.

2° Les bourgeons épidermiques plus étendus. – Dans la plupart des cas, les ébauches observées sont plus importantes que celles des figures 54 et 55. Plus exactement, elles intéressent, sur la tige, plusieurs cellules superposées. Mais l'évolution se fait toujours au voisinage de l'aisselle. Latéralement, au contraire, l'extension n'est pas plus grande et il est rare que les cellules de deux files longitudinales participent ensemble aux recloisonnements. Le fait est prouvé par le nombre très restreint de coupes sur lesquelles, dans une série, on peut les observer. Nous distinguerons dans cet ensemble plusieurs variantes de détail.

A. Les figures 56, 57 A et B, 58 et 59 (Pl. XVII) illustrent le type le plus répandu, respectivement sur *L. dalmatica*, *L. bipartita* et *L. supina*. Dans tous les cas, deux ou trois cellules sont recloisonnées sans que le rythme des mitoses soit obligatoirement uniforme dans toutes. Dans le cas où trois cellules évoluent ensemble, il est fréquent que celle qui occupe la position médiane ait une certaine préséance (fig. 59). Il est fréquent aussi que la partie du bourgeon la plus proche de la cuticule évolue avec une rapidité plus grande que celle qui est restée en contact avec l'assise sous-épidermique. Mais il y a quelques exceptions (fig. 56). Néanmoins, on remarque que le petit massif méristématique reste parfaitement défini, que l'épiderme est la seule assise active et que la naissance du bourgeon se superpose à une structure d'aisselle vide, telle que nous l'avons définie. On reconnaît, en effet, le collenchyme triangulaire, les recloisonnements suivis de différenciation poussée dans l'assise sous-épidermique au niveau de l'aisselle (fig. 56, 57). Un bourgeon peut même parfaitement coexister avec un épiderme dédoublé préalablement, puis redifférencié (voir Pl. XVIII, fig. 61), comme si on était en présence d'une évolution nouvelle qui a succédé à la précédente sans lui être directement liée. Cette idée est renforcée par le fait que, sur ces épidermes précocement dédoublés, des cellules de la moitié la plus proche de la cuticule participent seules à l'édification du bourgeon (fig. 60). Il était donc normal de séparer, comme nous l'avons fait, aisselles complexes, mais cytologiquement différenciées, et bourgeons épidermiques malgré l'identité du lieu des mitoses.

B. Un cas plus rare est représenté dans la figure 62 (Pl. XVIII) : le massif dédifférencié non seulement intéresse plusieurs cellules, mais il n'est pas localisé uniquement sur la tige. Il tend, au contraire, à contourner l'aisselle, et l'épiderme de la base du pétiole est lui-même recloisonné. Toutefois, le centre d'activité maximum est bien sur la tige, au même point que dans le cas typique. Tout se passe comme si l'évolution d'ensemble s'était poursuivie plus longtemps avant d'être bloquée, comme si elle avait pu s'étendre à un nombre de cellules plus grand. Remarquons

PLANCHE XIX.

FIG. 64. — *L. reticulata* Desf. : bourgeon épidermique analogue à celui de la figure 63, mais plus développé. Noter les deux centres méristématiques séparés par des cellules plus différenciées et les nombreuses divisions cellulaires dans l'assise sous-épidermique.

FIG. 65. — *L. supina* Desf. : bourgeon épidermique très étendu analogue à celui de la figure 64 bien que sur une espèce morphologiquement très différente.

FIG. 66. — *L. striata* D. C. : bourgeon axillaire d'origine à la fois épidermique et sous-épidermique.

FIG. 68. — *L. dalmatica* Mill. : petit bourgeon d'origine à la fois épidermique et sous-épidermique. Il est resté inclus dans le collenchyme axillaire.

aussi, qu'en dehors des sections médianes, l'aspect méristématique disparaît et qu'on retrouve une aisselle vide recloisonnée. Le nombre de coupes montrant des nombreuses petites cellules est aussi beaucoup plus élevé, ce qui indique une extension tangentielle allant de pair avec l'extension en profondeur.

C. Un autre exemple, également assez rare, est celui des figures 63 A et B (Pl. XVIII), 64 (Pl. XIX) et 65 (Pl. XIX). Il s'agit d'un autre type d'extension, très polarisé cette fois. L'épiderme est recloisonné sur une grande longueur, mais uniquement sur la tige. Il y a eu une seule division périclinale, mais de très nombreuses mitoses anticlines. De plus, la différenciation n'est pas uniforme, mais des centres plus méristématiques sont séparés par des zones nettement transparentes. On pourrait, par suite, envisager plusieurs centres de croissance active séparés, donc plusieurs bourgeons superposés. L'inhibition est toutefois survenue à un stade trop précoce pour qu'on puisse l'affirmer. Mais nous verrons ultérieurement des exemples de même type beaucoup mieux caractérisés.

Tangentiellement, l'extension de la zone de mitoses est toujours faible, bien que plusieurs files longitudinales de cellules soient touchées. En profondeur, comme dans l'exemple précédent, la dédifférenciation a progressé lentement. Les recloisonnements sous-épidermiques sont nombreux. On remarque que, dans la même assise, le nombre et la taille des noyaux sont très supérieurs à ce qu'ils étaient, par exemple dans les figures 56 à 61. Cette réaction, presque pathologique, montre bien que l'épiderme des Linaires est doué d'une réactivité extraordinaire. Nous connaissons déjà son importance pour l'initiation des bourgeons hypocotylaires et de nombreuses ébauches axillaires. Nous étudierons d'autres exemples de réactions, tant sur des tiges normales, qu'après expérimentation.

D'ores et déjà, nous pouvons affirmer que, suivant les cas, on peut observer soit la stricte localisation d'un bourgeonnement normal, soit une extension plus importante, qui ne peut pas être en tout point liée à une organogenèse. Il va sans dire que le premier cas est de beaucoup le plus fréquent. C'est donc lui que l'on peut considérer comme normal.

3° Cause de la localisation des bourgeons axillaires. — Quelle que soit la diversité d'aspect du bourgeonnement axillaire épidermique, on remarque que l'activité maximum est toujours localisée sur la tige très près du point de jonction avec la feuille. Connaissant le lien étroit qui existe entre le déclenchement des mitoses et l'état cytologique des cellules [Buvat, 1950 (25) et 1955 (27)], nous nous sommes demandé si, lors de la différenciation des tissus et organes issus des points végétatifs, les cellules épidermiques de l'axe, voisines de l'aisselle, ne seraient pas celles qui conserveraient le plus longtemps des caractères méristématiques. Ainsi seraient-elles les plus aptes à se dédifférencier pour préparer l'ini-

tiation des méristèmes latéraux. Aussi avons-nous fixé des nœuds portant des feuilles d'âge et de taille variables, afin d'établir une transition entre les apex étudiés au chapitre précédent et les aisselles de limbes adultes dont nous venons de définir les caractères. Le résultat a été assez décevant en ce sens que, sur de nombreuses séries de coupes, il a été impossible de désigner un point de différenciation plus lente. Sur certaines, cependant, l'état cytologique n'était pas uniforme et, dans ce cas, les cellules les plus jeunes étaient situées exactement au point où, sur les tiges plus âgées, se trouveront les petits bourgeons. L'épiderme des feuilles est composé de cellules qui, à ce stade, sont plus grandes et plus différenciées que celles des tiges. De même, sur ces tiges, l'épiderme est toujours plus méristématique que les assises plus profondes et sur l'épiderme lui-même les cellules voisines de l'aisselle sont celles qui gardent le plus longtemps cette structure. Nous n'avons pu déterminer pourquoi ces observations ne pouvaient être répétées sur toutes les aisselles fixées. Sans doute la cytologie n'est-elle pas un critère assez sensible de l'activité cellulaire ; mais c'est cependant le meilleur dont nous disposions pour l'instant. Nous pouvons néanmoins dire qu'aucun fait ne vient contredire l'hypothèse formulée, que certaines observations la confirment, mais que beaucoup d'autres interdisent toute conclusion définitive.

III. — Les bourgeons axillaires non uniquement épidermiques.

Pour la clarté de l'exposé, nous distinguerons deux types :

Le premier se rattache, par de nombreuses transitions, aux initiations épidermiques les plus complexes décrites précédemment. La part prise par les assises profondes est seulement plus importante, la régularité des cloisonnements moins grande.

Le second est plus spécial. Il ne se rencontre pas chez toutes les espèces, mais caractérise *L. striata* et *L. dalmatica*, donc peut-être les Linaires vivaces ou pluri-annuelles. De plus, si l'épiderme participe toujours à l'édification du bourgeon, il joue un rôle plus effacé et notamment présente beaucoup moins de cloisons périclinales.

1° Premier type. — La figure 66 (Pl. XIX) montre un exemple très simple pris chez *L. striata* : l'ébauche est parfaitement limitée dans l'espace, mais quelques cellules sous-épidermiques se sont recloisonnées en même temps que l'épiderme et presque aussi rapidement que lui.

La figure 67 A et B (Pl. XX) fournit une illustration dans un cas un peu plus complexe. Le bourgeon est en partie inclus dans un massif collenchymateux axillaire, interrompu au niveau des coupes médianes. On se souvient (fig. 53) que certaines aisselles vides présentent cette structure. Mais, ici, une nette dédifférenciation et de nombreuses mitoses se sont produites. Une cellule épidermique, en position habituelle, a subi l'évolution la plus poussée ; mais aucune limite nette ne la sépare des assises

plus profondes. Dans la figure 67 A, alors que les sections passent encore par le collenchyme, on remarque dans ce dernier des divisions récentes. Dans la figure 67 B, le petit massif parenchymateux, vers lequel convergent les files longitudinales de cellules de la tige et du pétiole, est en voie de rajeunissement cytologique, comme le prouvent les nombreux noyaux visibles. Ce rajeunissement est d'autant plus marqué, que l'épiderme est plus proche, sans qu'il soit possible d'ailleurs de tracer une limite précise en un point quelconque.

Même lorsque le collenchyme axillaire est ininterrompu, on observe, surtout chez *L. dalmatica*, cette absence de localisation précise de l'ébauche (Pl. XIX, fig. 68), qui cependant reste de petite taille.

D'ailleurs, en liaison avec des feuilles un peu plus jeunes, et avant tout cloisonnement, on note parfois des signes de dédifférenciation, aussi nets dans les cellules profondes que dans l'épiderme (Pl. XX, fig. 69), prélude vraisemblable à l'évolution que nous venons de décrire.

2° Deuxième type. — Observons les coupes sériées de la figure 70 (Pl. XX). Partant du massif collenchymateux latéral, elles vont jusqu'à l'axe du bourgeon. En un point où ce massif est encore compact, on remarque une reprise d'activité certaine au niveau de l'épiderme, ainsi que quelques cloisonnements plus profonds (fig. 70 A). Mais, lorsqu'on se rapproche de l'axe, l'aspect change : comme nous l'avons déjà observé à plusieurs reprises (voir fig. 53 ou 67), le collenchyme disparaît et est remplacé par un parenchyme qui se dédifférencie dans sa partie la plus superficielle. Mais cette fois l'épiderme ne participe pas le premier à cette évolution. Un massif de petites cellules cytologiquement jeunes est au contraire recouvert par un épiderme peu recloisonné, à membranes très épaisses (fig. 70 B et C). C'est seulement tout près de la zone axiale de l'ébauche que ses limites deviennent moins précises et que de nouvelles mitoses, surtout anticlinales, concrétisent sa dédifférenciation (fig. 70 D).

L'important est que, dans la plus grande partie du bourgeon, la zone la plus méristématique, donc la plus active physiologiquement, est plus profonde que dans les autres exemples étudiés jusqu'ici : elle est entourée, à l'extérieur comme à l'intérieur, par des cellules plus grandes et plus différenciées (fig. 70 C).

Il faut également remarquer que la localisation de l'ébauche est un peu différente : elle fait saillie exactement au point de contact tige-feuille, alors que l'activité épidermique, nous l'avons souligné à plusieurs reprises, est le plus souvent à son maximum sur l'axe, un peu en dehors de l'aisselle. On pouvait donc envisager un lien entre cette disposition et les particularités de l'ontogenèse. Mais l'examen de nombreuses séries de coupes n'est pas favorable à cette hypothèse : ce qui est frappant, c'est plutôt la variation du lieu d'initiation par rapport à l'uniformité du point d'initiation dans une ontogenèse purement épidermique. Le bourgeon sous-épidermique peut être, soit exactement axillaire, soit à la place habituelle des bourgeons superficiels, un peu plus haut sur la tige, soit

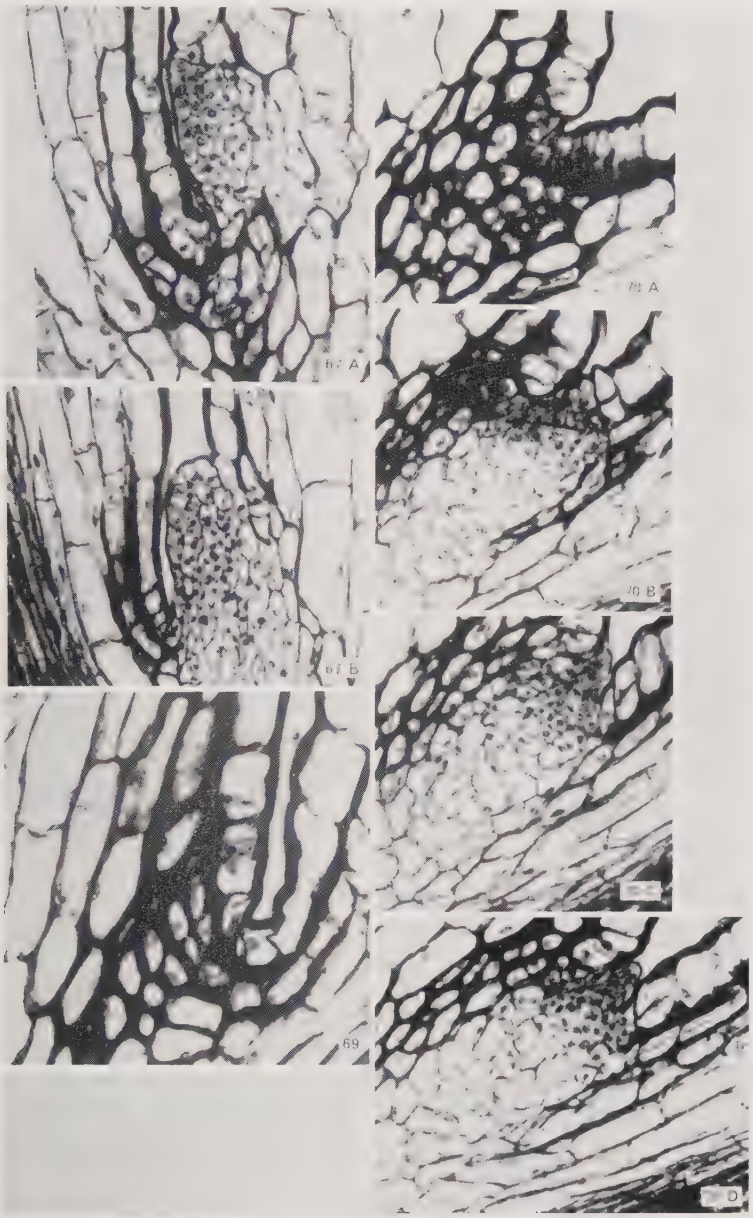


PLANCHE XX.

FIG. 67, *A* et *B*. — *L. dalmatica* Mill. : coopération de l'épiderme et de cellules moins superficielles pour l'édification d'un bourgeon axillaire (voir texte).

FIG. 69. — *L. striata* D. C. : aisselle vide présentant un début de dédifférenciation à la fois dans l'épiderme et dans les cellules sous-jacentes.

FIG. 70. — *L. dalmatica* Mill. : série de coupes d'une même aisselle montrant le rôle secondaire joué par l'épiderme dans l'édification d'un bourgeon axillaire (voir texte).

même, ce qui est plus spécial, à la base du pétiole foliaire. On peut donc dire que *L. striata* et *L. dalmatica* se séparent des autres Linaires par l'absence de stabilité du point de formation de leurs bourgeons végétatifs latéraux.

L'examen de bourgeons plus petits que celui de la figure 70 permet enfin de mettre mieux en évidence les caractères qui les séparent d'ébauches purement épidermiques de même taille. Il permet aussi d'établir une transition avec le premier type de bourgeons non uniquement épidermiques décrits ci-dessus. C'est bien le cas pour celui de la figure 71 A et B (Pl. XXI), placé sur la base foliaire, pour celui de la figure 72 (Pl. XXI) parfaitement axillaire, et pour celui de la figure 73 (Pl. XXI) inséré sur la tige.

Mais ces observations permettent surtout de faire la remarque suivante : dans tous les cas, on note la présence d'un massif parenchymateux cunéiforme séparant les tissus de la tige de ceux de la feuille. Dans tous les cas, ce sont certaines cellules de ce massif qui subissent une nette dédifférenciation et participent activement à l'édification de l'ébauche. Nous n'avons jamais observé ce type d'initiation en son absence.

Nous sommes donc tentée de conclure qu'il représente une réserve de cellules capables d'entrer en compétition avec l'épiderme pour la dédifférenciation, au moment où s'amorce l'organogenèse. Lorsque cette réserve n'existe pas (aisselles entièrement collenchymateuses ou aisselles sans collenchyme, mais aussi sans raccord parenchymateux individualisé), l'épiderme est la seule assise ayant conservé des caractères assez juvéniles pour lui permettre de se dédifférencier rapidement. C'est peut-être, au contraire, la présence de ce parenchyme cunéiforme qui explique la fluctuation du lieu d'initiation telle que nous venons de la définir.

IV. — Les bourgeons a origine plus profonde (bourgeons normaux).

1° Bourgeons végétatifs. — La figure 74 (Pl. XXI) montre un exemple de très petit axillaire qui se distingue immédiatement de tous ceux étudiés jusqu'ici par trois caractères :

A. Au niveau de l'initium, les cellules de l'épiderme, si elles ont subi une certaine dédifférenciation par rapport aux éléments voisins de la tige et de la feuille, ne se sont pas recloisonnées périclinalement.

B. Cette remarque s'applique intégralement à l'assise sous-épidermique.

C. Sous cette dernière, on observe un petit massif de cellules cytologiquement jeunes auxquelles fait suite, sans transition, un tissu très différencié. Ce massif est d'autant plus important que le bourgeon est plus gros. Au contraire, les caractères des deux assises superficielles restent beaucoup plus longtemps les mêmes.

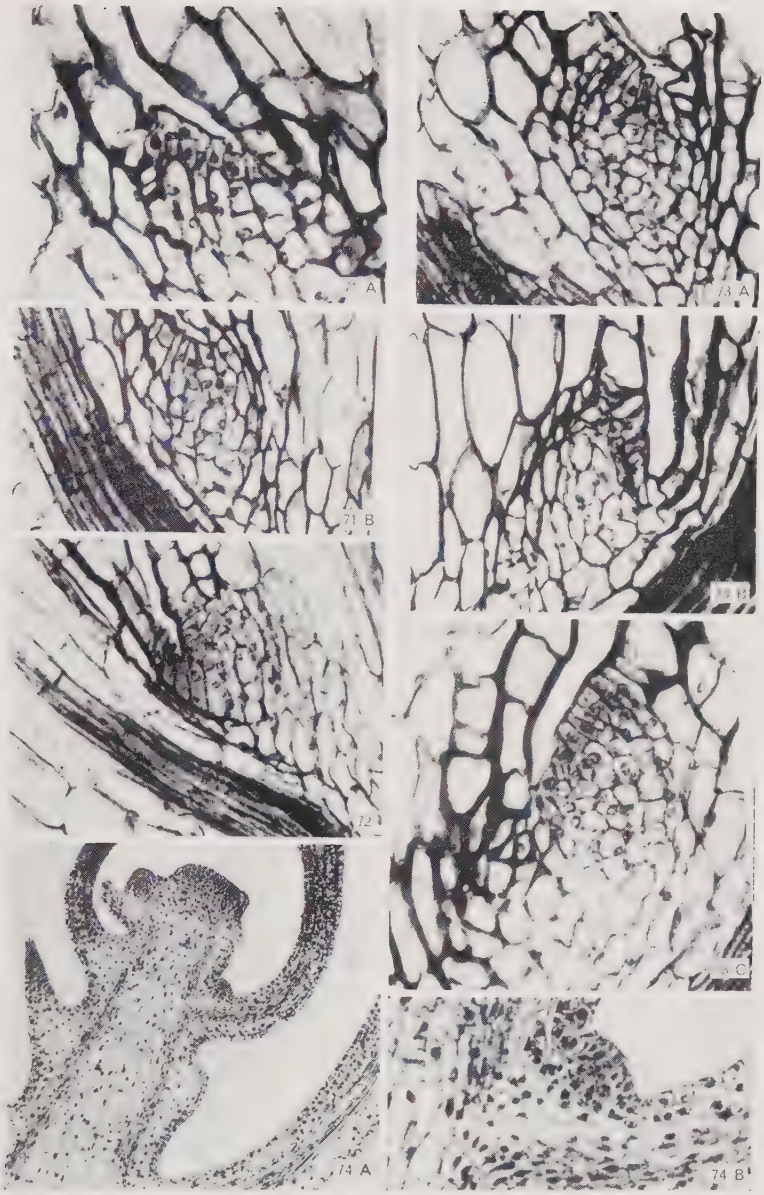


PLANCHE XXI.

FIG. 71, *A* et *B*. — *L. striata* D. C. : petit bourgeon axillaire formé aux dépens de l'épiderme et de l'assise sous-épidermique et placé à la base du pétiole foliaire.

FIG. 72. — *L. dalmatica* Mill. : bourgeon axillaire d'origine épidermique et sous-épidermique. Il est en position exactement axillaire.

FIG. 73. — *L. striata* D. C. : deux exemples de petits bourgeons axillaires dont l'origine est surtout sous-épidermique : les cloisonnements périclinaux dans l'épiderme sont beaucoup moins nombreux que les cloisonnements anticlinaux.

FIG. 74, *A* et *B*. — *L. supina* Desf. : bourgeons axillaires d'origine profonde précédant la première fleur.

On peut donc penser que la saillie de l'ébauche à l'aisselle de la feuille provient des recloisonnements internes et que les tissus périphériques subissent passivement les conséquences de cette augmentation de volume.

Or, c'est là exactement le mode d'initiation d'un bourgeon normal chez les Dicotylédones (63, 66, 72, 73, 75, 126, 148, 156, 184). Les Linaires possèdent donc de tels bourgeons. Nous avons d'ailleurs pu en observer sur toutes les espèces étudiées.

Mais leur localisation est très précise et très uniforme : ils apparaissent uniquement sur les pousses florifères et, sur ces pousses, ils précèdent immédiatement la première fleur. Aussi n'y en a-t-il en général qu'un ou deux par tige, alors qu'aisselles vides et bourgeons à participation épidermique sont très nombreux.

Ils correspondent donc exactement aux axillaires à initiation précoce signalés p. 42 et c'est certainement dans cette précocité qu'il faut rechercher la cause de leur mode particulier de formation.

2° Ébauches florales. — Les premiers stades de leur initiation sont identiques à ceux des bourgeons végétatifs qui les précèdent : les deux assises superficielles ne jouent aucun rôle actif (Pl. XXII, fig. 75). Mais, alors que les bourgeons sont inhibés très tôt ou ont une croissance très lente, les boutons floraux poursuivent leur évolution très régulièrement [M. Champagnat, 1954 (38)]. Lorsque l'ébauche en saillie est subsphérique, il est fréquent d'observer des divisions périclinales dans l'assise sous-épidermique qui contribue ainsi à augmenter le nombre de cellules du massif interne (Pl. XXII, fig. 76).

Le plus souvent d'ailleurs un certain nombre de cellules se divisent ensemble, ce qui conduit à un dédoublement assez régulier de l'assise. L'individualité de cette dernière se reconstitue ensuite très vite, de sorte que la présence de deux *tunica* peut sembler évidente après une observation superficielle. L'épiderme est cependant la seule assise qui garde une individualité entière. C'est, remarquons-le, un comportement exactement inverse de celui qui s'observe vers la base des tiges au niveau des petits bourgeons épidermiques.

V. — Les gros bourgeons a origine mal définie.

Si la plupart des aisselles fixées nous montrent soit une absence totale de cellules méristématiques, soit des ébauches végétatives très tôt inhibées, certaines possèdent de gros bourgeons munis de feuilles et même de bourgeons axillaires de deuxième ordre à l'aisselle de ces feuilles (Pl. XXII, fig. 77). Il semble alors impossible de préciser leur origine.

Mais on peut penser que leur grand développement provient d'une initiation précoce et que, d'après nos précédentes conclusions, cette initiation précoce plaide elle-même en faveur d'une origine profonde. Les bourgeons « profonds » seraient-ils plus nombreux que nous le laissions

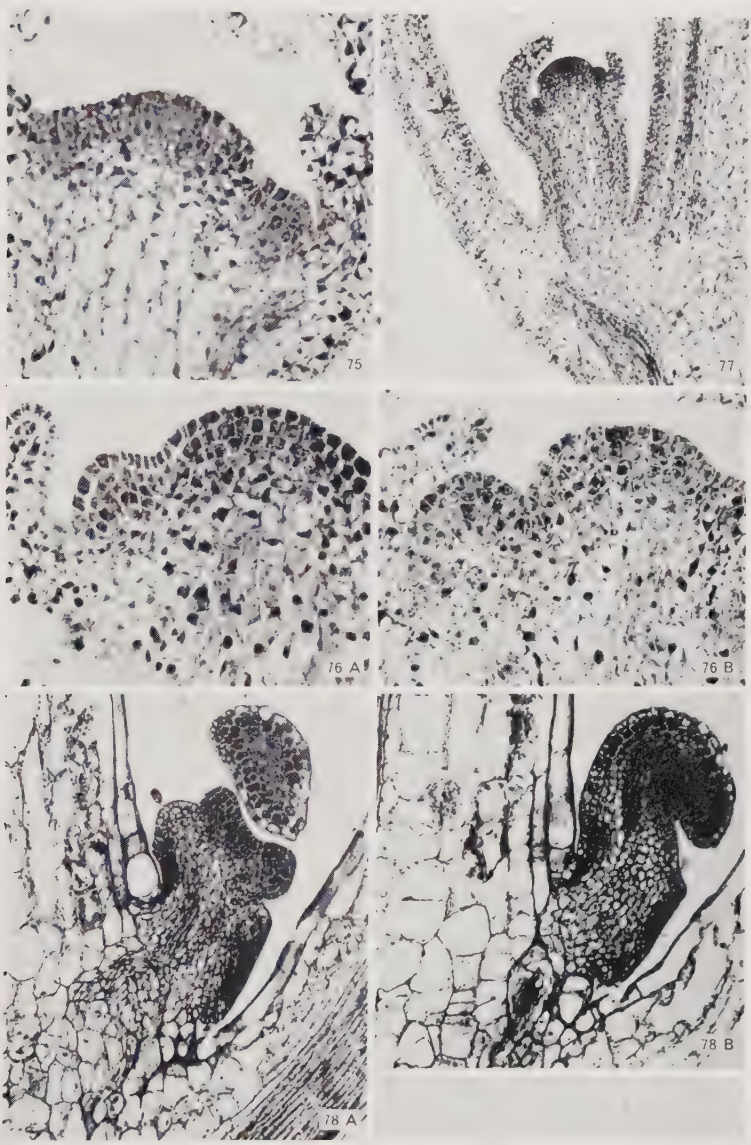


PLANCHE XXII.

FIG. 75. — *L. chalepensis* Mill. : jeune ébauche florale. Sa forme et le mode de son initiation sont identiques à ceux des bourgeons végétatifs qui la précèdent immédiatement (voir fig. 74).

FIG. 76, *A* et *B*. — *L. bipartita* Willd. : ébauches florales. On remarque les divisions périclinales synchrones dans de nombreuses cellules de l'assise sous-épidermique. Cette dernière participe donc activement à l'initiation de l'ébauche qui ne possède une « tunica » de 2 assises qu'en apparence.

FIG. 77. — *L. chalepensis* Mill. : gros bourgeon axillaire sur un hypocotylaire florifère. Il porte des feuilles avec, à leur aisselle, des bourgeons dont l'un restera végétatif et l'autre engendrera une fleur.

FIG. 78, *A* et *B*. — *L. chalepensis* Mill. : deux coupes d'un gros bourgeon permettant aisément de conclure à une origine épidermique. Comparer avec la figure 31 relative au développement des bourgeons hypocotylaires de *L. triphylla*.

supposer ? Y a-t-il un lien entre le degré d'inhibition d'un axillaire et son mode de formation ?

Ces deux questions nous ont longtemps préoccupée, mais nous pensons pouvoir maintenant y répondre par la négative. Certes, il y a de gros bourgeons d'origine profonde, notamment tous ceux qui précèdent immédiatement les fleurs. Mais il en est beaucoup d'autres pour lesquels une participation épidermique est évidente. Nous en apporterons deux preuves.

A. En étudiant l'ensemble des coupes longitudinales d'une série, on reconnaît nettement, lorsqu'on s'éloigne de l'axe du bourgeon, la paroi interne des cellules épidermiques de la tige (Pl. XXII, fig. 78 A et B). Cette membrane est en continuité directe avec celle des cellules placées au-dessus de l'ébauche. Elle n'a donc pas été entraînée par la croissance du massif cellulaire interne comme c'est toujours le cas après une ontogenèse du type de celle illustrée dans les figures 74 ou 76. L'épiderme a donc proliféré abondamment et a engendré la presque totalité des tissus axillaires faisant saillie. En effet, les divisions dans l'assise sous-épidermique ont été beaucoup moins nombreuses (fig. 78 A). Quant aux cellules plus internes, on peut affirmer souvent qu'elles n'ont jamais évolué et qu'elles ont seulement été recoupées par les cloisonnements procambiaux qui rattachent le système conducteur du bourgeon à celui de l'axe. Sur ce point encore, le parallélisme avec les bourgeons hypocotylaires est évident (voir fig. 31, Pl. IX).

B. Nous savons qu'avant la différenciation morphologique d'un bourgeon, de nombreuses cellules épidermiques peuvent s'être divisées (fig. 64 et 65). Plus tard, l'axillaire peut prendre forme aux dépens de certaines d'entre elles seulement. Il reste alors des cloisonnements superficiels caractéristiques près de la base de l'ébauche. Nous n'avons, au contraire, jamais rien observé de semblable dans le cas d'une initiation plus profonde. L'épiderme, pour suivre l'augmentation de volume du massif interne, subit des divisions anticlinales, garde une certaine jeunesse cytologique, mais ne tend jamais à se dédoubler périclinalement. C'est d'ailleurs un caractère très général des initiations de bourgeons et de feuilles chez les Angiospermes.

Donc, lorsqu'on observe au voisinage d'un gros bourgeon des cellules épidermiques recloisonnées, même lorsqu'elles sont entièrement différenciées, on peut admettre que ce bourgeon est, en partie au moins, d'origine épidermique (Pl. XXIII, fig. 79).

En appliquant ces critères à toutes les ébauches axillaires de grande taille que nous avons rencontrées, nous avons pu constater que, même dans ce cas, les initiations à participation épidermique étaient de beaucoup les plus nombreuses.

Nous avons pu conclure également que ce mode de formation des bourgeons permet un développement normal des ramifications latérales, aussi

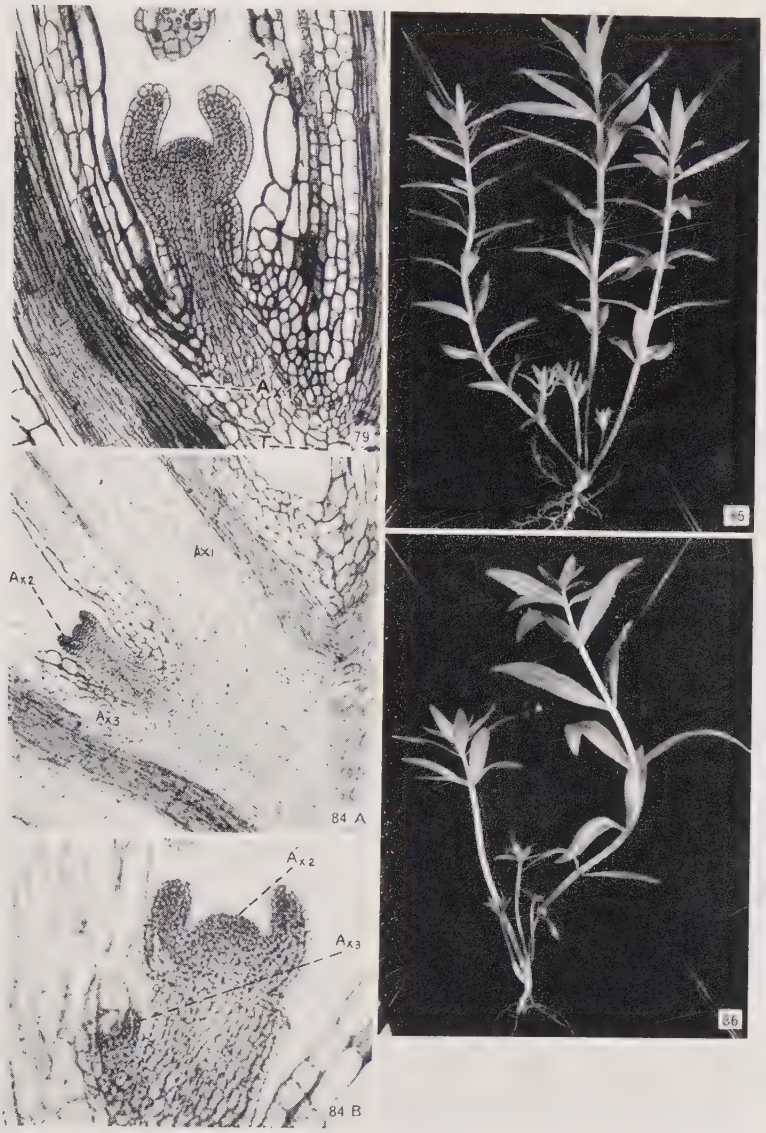


PLANCHE XXIII.

FIG. 79. — *L. striata* D. C. : cloisonnements épidermiques et sous-épidermiques au voisinage d'un gros bourgeon.

FIG. 84, *A* et *B*. — *L. littoralis* Willd. : origine épidermique des bourgeons axillaires d'ordre 3.

A : vue d'ensemble de la coupe longitudinale médiane d'une aisselle avec le bourgeon normal (*Ax 1*) et le bourgeon d'ordre 2 (*Ax 2*).

B : détail des bourgeons d'ordre 2 (*Ax 2*) et d'ordre 3 (*Ax 3*). On note que ce dernier s'initie dans une seule cellule épidermique.

FIG. 85. — *L. striata* D. C. : jeune plante après repiquage. L'épicotyle est aussi développé que les rameaux hypocotylaires et porte des verticilles de trois feuilles à partir du quatrième nœud au-dessus des cotylédons.

FIG. 86. — *L. bipartita* Willd. : jeune plante. Épicotyle dressé et vigoureux portant trois hélices foliaires à partir du sixième nœud au-dessus des cotylédons.

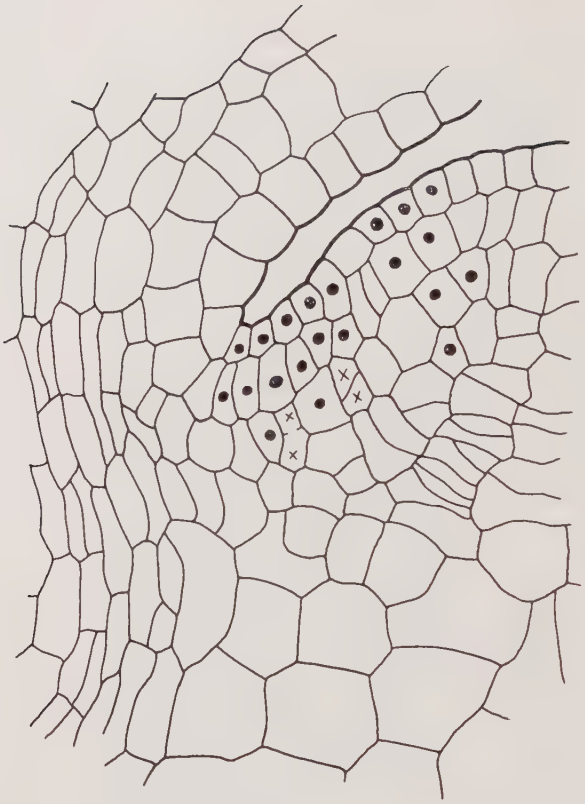


Fig. 80. — *L. minor* Desf. : aisselle végétative montrant dans la troisième assise les premiers cloisonnements liés à la formation d'un bourgeon axillaire. Les cellules (.) sont seules méristématiques. Une zone différenciée sépare donc méristème apical et méristème axillaire. La dédifférenciation de ce dernier a précédé les premières mitoses.

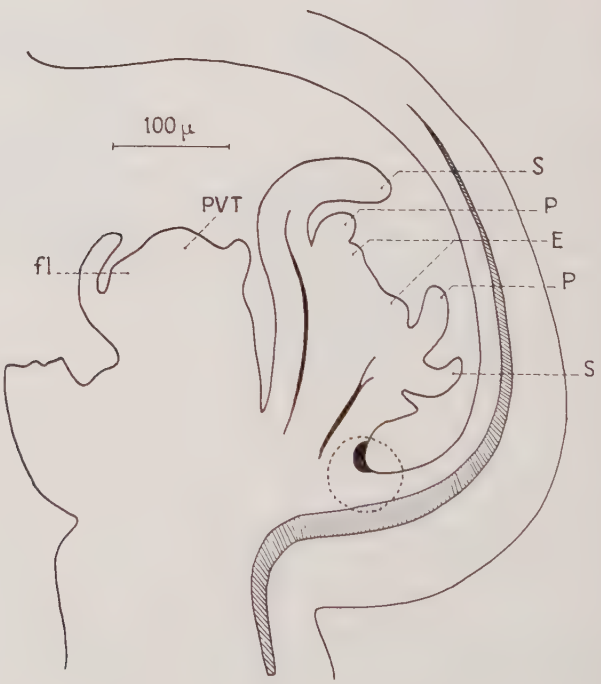


Fig. 81. — *L.*

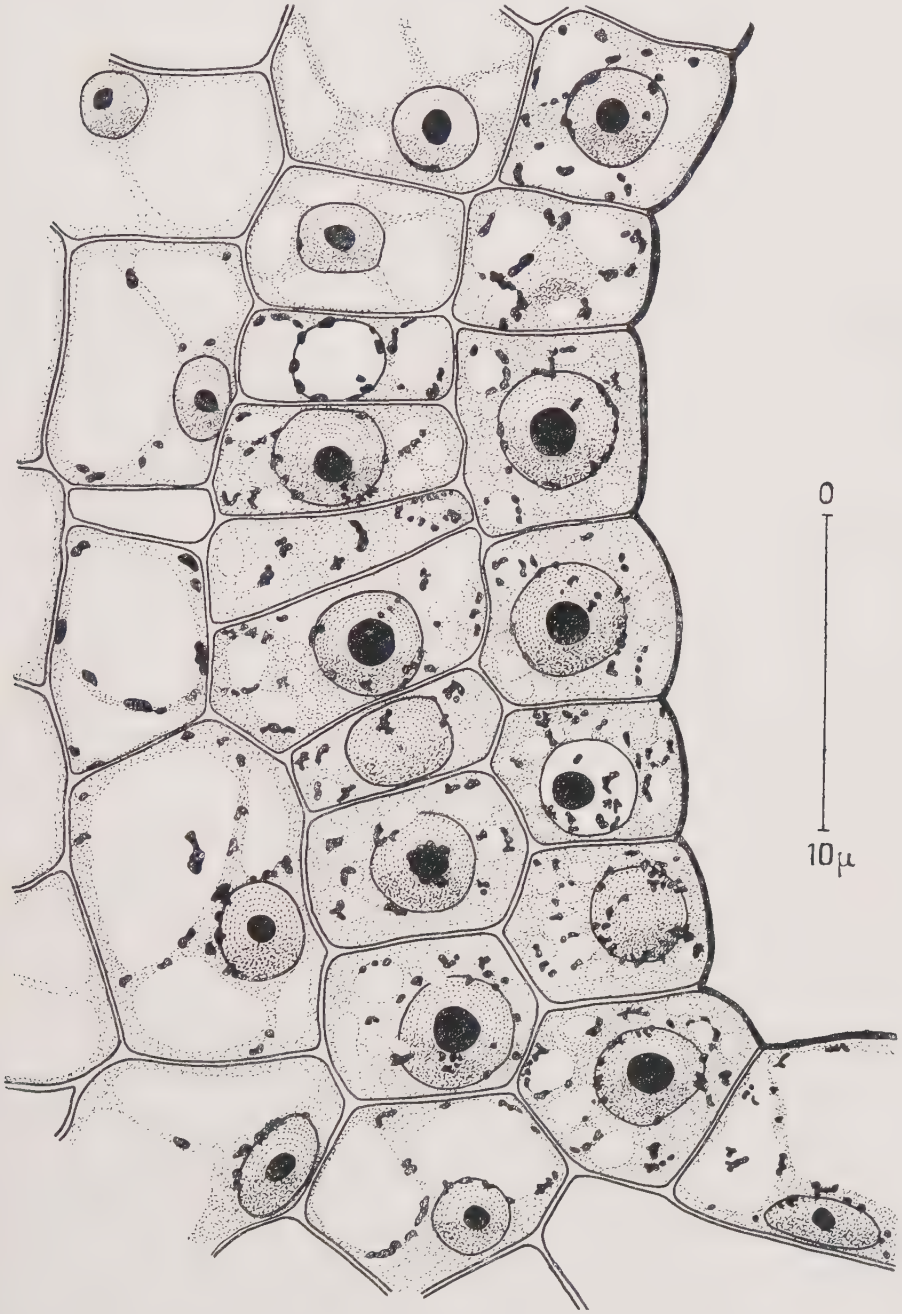


FIG. 81, *A* et *B*. — *L. minor* Desf. : jeune bourgeon surnuméraire peu avant les premiers cloisonnements périclinaux. Il est placé à la base d'une fleur dont les étamines sont en voie de différenciation. La dédifférenciation localisée dans les deux assises les plus externes est très poussée (*Fl* = fleur ; *PVT* = point végétatif terminal ; *S* = sépale ; *P* = pétale ; *E* = étamine).

bien sur les épicotyles que sur les hypocotyles. Nous le montrerons d'ailleurs expérimentalement de façon irréfutable.

VI. — Bourgeons axillaires normaux et surnuméraires des Chænorrhinum.

L'exposé précédent suggère fortement qu'un lien existe entre le mode d'initiation d'un bourgeon et la précocité plus ou moins grande de cette initiation : si les premières mitoses se produisent à l'aisselle de feuilles très jeunes, encore toutes proches de l'apex principal et cytologiquement peu différenciées, elles seront localisées dans la deuxième assise sous l'épiderme et on parlera d'ontogenèse normale. Si, au contraire, le bourgeonnement

Fig. 82. — *L. minor* Desf. : lors de la formation d'un bourgeon surnuméraire, les premiers cloisonnements sont localisés dans l'assise sous-épidermique. L'initiation est donc plus superficielle que celle d'un bourgeon d'ordre 1. (Comparer avec la figure 80.)

axillaire est fortement retardé, l'épiderme aura gardé le pouvoir de dédifférenciation le plus élevé, assurera seul l'organogenèse ou s'associera pour ce faire avec l'assise sous-épidermique.

Certes une telle hypothèse ne peut être actuellement considérée comme démontrée. Il faudrait pour cela faire varier expérimentalement le moment d'initiation d'une ébauche axillaire et modifier du même coup le mode d'initiation dans le sens attendu. Mais, aux suggestions déjà faites en sa faveur, une autre peut être ajoutée, tirée de l'étude des *Chænorrhinum*. Elle permettra aussi de mieux comprendre l'originalité des *Linariastrum*.

On sait que sur *L. minor* ou *L. littoralis* on n'observe non seulement jamais d'aisselles vides, mais que le bourgeon axillaire d'ordre I, très développé, végétatif ou floral, est régulièrement accompagné d'ébauches surnuméraires (bourgeons d'ordre 2) (fig. 19). Or ces ébauches apparaissent

FIG. 83. — *L. minor* Desf. : bourgeon surnuméraire à l'aisselle d'une fleur dont les ovules sont en voie de formation. On remarque que seules les assises épidermiques et sous-épidermiques ont participé à cette initiation.

tardivement sur le pédoncule d'une fleur ou sur un entre-nœud presque adulte.

Il était donc intéressant de comparer leur formation à celle de l'axillaire d'ordre I.

Dans tous les cas, l'origine de l'axillaire d'ordre I s'est révélée plus profonde que celle des axillaires d'ordre 2. La figure 80 représente le premier stade de l'initiation d'un bourgeon principal. On voit que les mitoses périclinales sont localisées dans la troisième assise, épiderme compris. Elles engendreront rapidement le massif cellulaire qui repoussera assise sous-épidermique et épiderme. A ce moment, toutes les cellules sont encore plus ou moins méristématiques et, s'il est vrai que les cellules de l'axillaire ont subi une légère dédifférenciation, leur état est encore très proche de celui

de leurs voisines. Au contraire, avant l'apparition de l'ébauche surnuméraire, les cellules du pédoncule floral ou de la tige sont très différenciées. Longtemps avant le premier cloisonnement, une dédifférenciation s'observe : elle reste toujours localisée dans les deux assises les plus externes et intéresse en hauteur trois à six cellules (fig. 81). Elle précède donc les mitoses beaucoup plus nettement que sur les épicotyles ou hypocotyles des *Linariastrum* étudiés.

C'est immédiatement sous l'épiderme que s'observent les premières mitoses. Périclines ou obliques, elles intéressent quatre à six cellules et engendrent rapidement un massif cellulaire assez mal défini (fig. 82), mais qui contraint l'épiderme à accroître sa surface par des divisions anticlines (fig. 83).

Sur *L. minor*, nous n'avons jamais observé de participation active de l'épiderme qui soit comparable à celle d'un *Linariastrum*. Mais la troisième assise ne participe pas non plus à l'initiation. Elle ne s'est même jamais notablement rajeunie cytologiquement. Elle ne présente pas de mitoses.

Au contraire, *L. littoralis*, espèce beaucoup plus vigoureuse que *L. minor*, possède fréquemment des méristèmes axillaires d'ordre 3. Ils s'ébauchent alors *presque exclusivement aux dépens de l'épiderme* (fig. 84 A, B, Pl. XXIII).

Nous pouvons donc affirmer que, chez les *Chænorrhinum*, plus une ébauche est d'ordre élevé, plus son origine est superficielle. L'épiderme possède donc bien le pouvoir organogène si général chez les *Linariastrum*, mais *il est incapable de l'expliciter dans la majorité des cas, faute de vigueur.*

Pourquoi ne pas considérer les *Linariastrum* comme des *Chænorrhinum* devenus incapables de construire des ébauches de ramifications au voisinage du point végétatif et sur lesquels les méristèmes axillaires, précédés par une dédifférenciation, apparaissent tardivement et sont l'équivalent de bourgeons surnuméraires ? Des expériences, décrites ultérieurement, donneront beaucoup de vraisemblance à cette hypothèse.

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE

CHAPITRE PREMIER

CONCURRENCES ET SPÉCIALISATION MORPHOLOGIQUE DES POUSSES CHEZ LES LINAIRES

L'observation morphologique, nous venons de le voir, suggère fortement l'hypothèse d'une relation causale entre la spécialisation de certaines pousses et des corrélations d'inhibition entre les divers rameaux d'une plante. Pour en chercher une vérification expérimentale, nous avons utilisé trois techniques différentes visant toutes à provoquer la survie et la floraison des tiges condamnées à mort ou très inhibées. Elles ont cependant été appliquées à toutes les espèces étudiées, même à celles qui semblent dépourvues de telles corrélations, afin, le cas échéant, de mieux mettre en évidence des conclusions positives.

1° Nous avons fait varier les conditions de culture pour augmenter ou diminuer la vigueur des plantes. On sait en effet (49, 51) que, sur des tiges vigoureuses, les inhibitions de bourgeons ou de rameaux sont faibles ou inexistantes.

2° Nous avons pratiqué l'ablation précoce ou tardive des organes dominants et observé les conséquences sur les organes apparemment dominés.

3° Nous avons enfin isolé et bouturé séparément les diverses pousses constituant une plante et noté les modifications morphologiques provoquées.

Toutes ces expériences ont été répétées, chaque année, de 1953 à 1958. En 1953, elles étaient faites à l'Institut et au Jardin botanique de l'Université de Strasbourg. Depuis 1954, elles ont été conduites dans les chambres climatisées à lumière artificielle du Laboratoire de botanique de la Faculté des Sciences de Clermont et au Jardin botanique municipal (*).

Influence du mode de culture.

Les observations résumées dans la partie descriptive de ce mémoire sont basées, rappelons-le, sur des semis faits directement sur terre de jardin et

(*) Nous tenons à exprimer notre reconnaissance à M. Dupuy, chef de service qui, malgré l'exiguité du terrain dont il dispose, a mis à notre disposition les surfaces nécessaires à nos essais.

croissant sans recevoir de soins particuliers. Nous étudierons maintenant le développement de plantules semées en pot, sur terreau, et repiquées dans des milieux variés et selon des modalités diverses.

1° Repiquage, sur terreau, de plantules isolées. — Les graines sont mises en terre, en mars, sous châssis. Lorsque, entre les cotylédons

Planche XXIV.

Fig. 87. — *L. bipartita* Willd. : floraison des épicotyles sur des plantes repiquées. L'épicotyle est dominant. Noter le changement progressif de la forme des limbes.

Fig. 88. — *L. reticulata* Desf. : plante repiquée. On remarque le changement de forme des limbes et les deux hélices foliaires de l'épicotyle mis à fleurs.

Fig. 89. — *L. bipartita* Willd. : multiplication des hélices foliaires sur les épicotyles de plantes repiquées (3 hélices en *A* et *B* ; 5 hélices en *C*).

Fig. 90, *A*. — *L. bipartita* Willd. : multiplication des hélices foliaires sur l'épicotyle d'une plante repiquée. On remarque le pétiole anormal d'une des feuilles de la paire qui précède l'apparition de la troisième hélice (*x*).

Fig. 90, *B*. — *L. bipartita* Willd. : multiplication des hélices foliaires sur l'épicotyle d'une plante repiquée. Cas plus complexe que celui de la figure 90 : on passe de 2 à 4 hélices puis il y a retour à des verticilles de 3 feuilles.

adultes des jeunes germinations, on distingue la première paire de feuilles, on repique dans des pots de 16 à 18 cm de diamètre. Dans chacun, six à huit plantules sont placées à égale distance les unes des autres. L'hypocotyle, sur lequel on ne distingue encore aucune ébauche de bourgeon, est entièrement enfoncé dans le sol. Les cultures restent sous châssis jusqu'à ce qu'elles soient en croissance rapide. Les pots sont ensuite enterrés dans

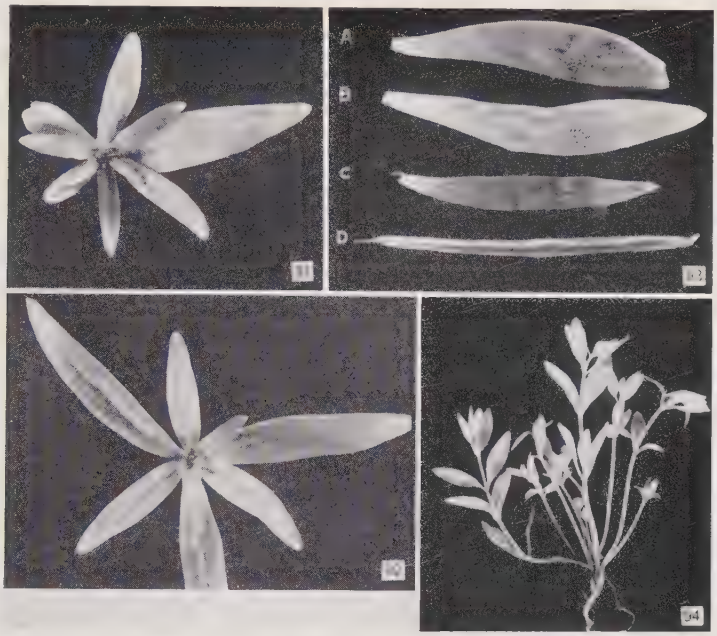


Planche XXV.

Fig. 91. — *L. bipartita* Willd. : multiplication des hélices foliaires sur l'épicotyle d'une plante repiquée : une feuille anormale bifide précède l'apparition de la troisième hélice.

Fig. 92. — *L. bipartita* Willd. : épicotyle à 3 hélices foliaires. Nouvelle photographie de la pousse représentée dans la figure 91 après deux semaines de croissance. La phyllotaxie est stabilisée. Les verticilles de 3 feuilles se maintiendront jusqu'à la floraison.

Fig. 93. — *L. bipartita* Willd. : changement progressif de la forme des limbes sur un épicotyle fleuri. *A* : feuille de la base de la tige ; *D* : feuille précédant immédiatement la bractée axillante de la première fleur.

Fig. 94. — *L. chalepensis (L)* Mill. : plantule après repiquage. Noter le grand nombre de rameaux hypocotylaires non florifères à 3 hélices foliaires.

une plate-bande à l'air libre et abondamment arrosés chaque jour, matin et soir. Dans ces conditions, les plantes sont très vigoureuses, fleurissent et fructifient abondamment et, pour les annuelles, demeurent en vie plus longtemps que lorsqu'elles sont cultivées, sans repiquage, sur terre de jardin. Naturellement ces dernières, qui servent de témoins, sont semées en même temps sur une plate-bande voisine.

Les tableaux IV et V résument quelques-uns des résultats obtenus.

TABLEAU IV.

COMPORTEMENT DES ÉPICOTYLES DE QUELQUES LINAIRES APRÈS REPIQUAGE, SUR TERREAU, DE PLANTULES ISOLÉES.

ANNÉES et lieux de culture.	ESPÈCES étudiées.	COMPORTEMENT DES PLANTES REPIQUÉES.					COMPORTEMENT DES TÉMOINS.		
		Nombre de plantes repiquées.	Nombre d'épicot. ayant fleuri.	Nombre d'épicot. ayant × (1) les hél. fol.	Modification de la forme des feuilles sur l'épicotyle flo.		Nombre de plantes étudiées.	Nombre d'épicot. ayant fleuri.	Nombre d'épicot. ayant × les hél. fol.
					Rapport L/*l* sur la 2e p. d. fe.	Rapport L/*l* sous la 1re fleur.			
(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)
1953. Jardin botanique de Strasbourg.	*Linaria bipartita*	100	73	67	5,3 ± 0,7	14,5 ± 2,0	100	3	3
	striata	100	58	79	4,6 ± 0,8	12,6 ± 1,7	100	3	9
	reticulata	100	24	3	4,4 ± 0,6	13,7 ± 2,2	100	1	0
	chalepensis	100	0	0			100	0	0
	supina	50	50	—			50	0	—
	dalmatica	100	77	5			50	12	0
	triphylla	50	50	2	2,3 ± 0,2	2,4 ± 0,3	50	44	0
	minor	50	50	0			50	50	0
1958. Jardin botanique de la ville de Clermont.	*Linaria bipartita*	250	229	193	4,9 ± 0,4	13,9 ± 3,1	250	16	7
	striata	100	64	77	3,7 ± 0,2	11,5 ± 2,4	100	4	9
	reticulata	200	46	5	4,7 ± 0,5	14,0 ± 1,9	200	2	0
	chalepensis	100	0	0			100	0	0
	supina	100	96	—			100	92	—
	dalmatica	100	68	9			50	9	0
	triphylla	100	100	0			100	0	0
	minor	100	100	0			100	100	0

* Abréviations : × = multiplié ; hél. fol. = hélices foliaires ; L = longueur ; *l* = largeur ; p. d. fe. = paire de feuilles. épicot. = épicotyle ; flo. = florifère.

Les critères choisis sont ceux qui différencient le mieux épicotyle et rameaux hypocotylaires sur les espèces présentant une dominance apparente de ces derniers : apparition des fleurs, forme des limbes, nombre d'hélices foliaires.

Les conséquences du repiquage ont été légèrement différentes en 1955 et 1957 d'une part et en 1953 et 1958 d'autre part. Aussi les présentons-nous séparément. Nous étudierons d'abord les chiffres des années 1953 et 1958 : ce sont les plus caractéristiques (tableau IV). On voit que :

1° Sur *L. bipartita*, *L. striata*, et *L. reticulata* un grand nombre d'épicotyles ont fleuri alors que, sur la plupart des témoins, ils ont été rapidement éliminés. Cette vie brève était donc une conséquence du mode de culture et sans doute d'un manque de vigueur (Pl. XXIV, fig. 87).

2° *Sur ces mêmes espèces*, cette mise à fleurs a presque toujours été accompagnée d'un changement de port : les tigelles repiquées ne sont jamais restées rampantes, mais se sont maintenues verticales ou obliques (Pl. XXIII, fig. 85-86 ; Pl. XXIV, fig. 87-88).

3° On remarque aussi que le nombre des hélices foliaires a augmenté sur les épicotyles de nombreuses plantes de *L. bipartita* et *L. striata*.

Sur *L. reticulata* le phénomène est analogue mais moins bien caractérisé. Cette nouvelle phyllotaxie s'observe sur les figures 85-86 et 89 à 92 (Pl. XXIV-XXV).

Au-dessus des cotylédons, les premières feuilles sont en disposition opposée décussée ; mais, en général, entre le troisième et le sixième verticille, elles sont groupées par trois ou par quatre. Le plus souvent, aucune transition n'est visible (Pl. XXIV, fig. 89). Mais, parfois aussi, l'un des limbes de la dernière paire est bifide (Pl. XXV, fig. 91) : ceci prouve, en accord avec Plantefol (130) et Loiseau (115, 119), qu'un centre générateur de l'apex commençait à se dédoubler au moment de cette initiation. Comme, d'autre part, les groupements de trois ou quatre feuilles sont toujours des verticilles vrais au sens de Plantefol (130), on peut conclure que le nouveau mode de culture a provoqué l'augmentation du nombre d'hélices foliaires sur les épicotyles.

4° La forme des limbes est également très fortement modifiée sur les mêmes espèces : courts et larges à la base des plantules repiquées comme sur les épicotyles témoins, ils deviennent, à un niveau plus élevé, de plus en plus étroits pour leur longueur, exactement comme ceux des rameaux hypocotylaires. (Comparer le tableau IV, colonnes 6 et 7, et le tableau I, colonne 2.) Le changement de forme est d'ailleurs graduel et c'est seulement au voisinage des premières fleurs que la transformation devient totale. Le passage sera donc d'autant plus rapide que la floraison sera plus précoce (Pl. XXV, fig. 93).

Il est bon de souligner la parfaite généralité de cette modification : aucune mise à fleurs ne se fait sans elle. Certains épicotyles peuvent fleurir en conservant deux hélices foliaires, quelques-uns même en restant rampants, aucun n'a de larges limbes à la base de l'inflorescence.

L'ensemble de ces remarques conduit à la conclusion suivante : *L. bipartita*, *L. striata* et, dans une mesure moindre, *L. reticulata* voient les caractères fondamentaux de leurs épicotyles modifiés sous l'influence du repiquage sur terreau : leur nouvelle morphologie est assez proche de celle des espèces du groupe de *L. supina* : épicotyle dressé, à trois ou quatre hélices de feuilles devenant longues et étroites, capable de fleurir en même temps que les rameaux hypocotylaires les plus développés. (Comparer les figures 85-87 et les figures 4, 5, 21.)

5° De même, on peut penser que ces épicotyles acquièrent, avant de former des organes reproducteurs, les caractères des pousses hypocotylaires, normalement florifères, qui les entourent (cf. p. 9 et 24).

D'où l'idée que, chez *L. bipartita* et *L. striata* au moins, *une certaine morphologie est associée à la floraison :* port dressé, limbes étroits et longs verticillés par trois ou quatre. Rien ne permet cependant de savoir pour l'instant s'il s'agit d'un lien obligatoire ou d'une simple coïncidence. Des observations décrites ultérieurement en décideront.

Il en sera de même pour l'idée suivante qui peut déjà cependant être considérée comme très vraisemblable : sur les témoins, c'est par suite d'une vigueur insuffisante, génératrice de concurrences entre bourgeons, que l'épicotyle n'explicite pas toutes ses potentialités. La pousse rampante, végétative, à feuilles larges, opposées décussées, serait donc un rameau florifère en puissance, mais précocement inhibé.

Autrement dit, le comportement de certains épicotyles serait réellement dû à une inhibition émanant des rameaux hypocotylaires et susceptible d'être levée par un repiquage augmentant la vigueur d'ensemble des plantes.

6° Bien que les cultures témoins de *L. chalepensis* soient comparables à celles des trois espèces précédentes, le comportement des plantes repiquées est très différent. Le nouveau mode de culture est sans effet sur les caractères morphologiques des épicotyles et ne provoque pas leur floraison. Si on admet qu'il agit en augmentant la vigueur générale des plantes, il faudrait penser que cette influence est, dans le cas présent, insuffisante. Elle existe cependant comme l'attestent le nombre plus grand des hypocotylaires rampants non florifères et la taille plus importante des limbes (fig. 94, Pl. XXV). Comme *L. reticulata* réagit beaucoup plus faiblement au traitement que *L. bipartita* et *L. striata*, on peut en faire un intermédiaire entre ces deux espèces et *L. chalepensis*.

En présence d'une même modification des conditions de développement, des Linaires voisines morphologiquement présentent donc des réactions d'intensité variée comme si, suivant l'espèce, un même caractère était plus ou moins stable ou comme si l'inhibition émanant des organes dominants était elle-même d'intensité variable.

7° Le *L. dalmatica* peut aussi être comparé au *L. reticulata*. Alors que, sur les témoins, l'épicotyle peut ou non être éliminé par les pousses hypocotylaires (voir figures 10 et 11), le repiquage lui permet de survivre et de

fleurir dans la très grande majorité des cas. Il suffit vraisemblablement d'une très faible augmentation de la vigueur générale des plantes pour induire ce changement.

Mais on n'observe jamais d'influence nette sur la phyllotaxie (deux hélices foliaires comme sur les témoins) : il serait donc beaucoup plus difficile de faire apparaître un nouveau centre générateur de feuilles que de supprimer une concurrence entre pousses.

8° Comme on pouvait le prévoir, ni *L. supina*, ni *L. triphylla*, ni *L. minor* n'ont manifesté de réaction morphologique. Le fait mérite d'être souligné. Sur les deux premières, il n'y a aucune dominance régulière d'une catégorie de pousses sur une autre. Le repiquage ne crée aucun déséquilibre nouveau. Il augmente seulement le nombre total de rameaux florifères et les dimensions moyennes des plantes.

Sur le *Chænorrhinum*, la préséance de l'épicotyle est telle que l'augmentation de vigueur est incapable de s'opposer à elle. On peut, par antithèse, comparer cette espèce à *L. chalepensis*, type des Linaires à dominance hypocotylaire particulièrement intense.

Cependant, c'est sur les plantes les plus vigoureuses de *L. minor* qu'on observe les bourgeons les plus développés sur l'hypocotyle, signe vraisemblable que la dominance apicale est affaiblie. Mais elle l'est de façon très insuffisante puisque aucun n'engendre de rameau long.

Comme les trois espèces n'ont aucune morphologie foliaire ni aucune phyllotaxie spéciale associées à la floraison, il est également normal que les plantes repiquées restent, sur ce point encore, comparables aux témoins.

Deux conditions préalables devraient donc être satisfaites pour qu'une espèce réponde morphologiquement au changement du mode de culture : dominance assez faible d'une catégorie de pousse sur une autre ; possibilité génétique de ces variations morphologiques, c'est-à-dire, par exemple, présence, sur les témoins, d'au moins deux types de rameaux à caractères nettement distincts.

Résultats obtenus en 1955 et 1957 (tableau V). — Ils ne sont pas fondamentalement différents des précédents, mais sont beaucoup moins spectaculaires.

a. *Comportement de* L. bipartita *et* L. striata. — 1° Le repiquage provoque toujours, sur ces espèces, la floraison d'un grand nombre d'épicotyles. Ces derniers restent alors souvent dressés. La forme de leurs feuilles est également toujours modifiée (voir tableau V, colonnes 6 et 7).

2° Mais l'augmentation du nombre des hélices foliaires est beaucoup plus rare : de nombreuses tigelles fleurissent en gardant des feuilles opposées décussées. Elles se comportent donc comme celles de *L. reticulata* en 1953 et 1958.

3° La vigueur générale des plantes est aussi toujours plus faible : le

Tableau V.

Comportement des épicotyles de quelques Linaires après repiquage, sur terreau, de plantules isolées.

Années et lieux de culture.	Espèces étudiées.	Comportement des plantes repiquées.					Comportement des témoins.		
		Nombre de plantes repiquées.	Nombre d'épicot. ayant fleuri.	Nombre d'épicot. ayant × (1) les hél. fol.	Modification de la forme des feuilles sur l'épicotyle flo. Rapport L/l sur la 2e p. d. fe.	Modification de la forme des feuilles sur l'épicotyle flo. Rapport L/l sous la 1re fleur.	Nombre de plantes étudiées.	Nombre d'épicot. ayant fleuri.	Nombre d'épicot. ayant × les hél. fol.
(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)
1957 Jardin. botanique de la ville de Clermont.	*Linaria*								
	bipartita	250	203	14	5,6 ± 0,6	12,5 ± 2,2	250	19	1
	striata	100	38	59	4,3 ± 0,5	10,6 ± 2,0	100	0	4
	reticulata	100	22	3	5,4 ± 0,6	13,9 ± 3,2	100	0	0
	chalepensis	100	0	0			100	0	0
	supina	100	100	—			100	100	—
	triphylla	100	100	0			100	97	0
	minor	100	100	0			100	100	0
1955 Jardin. botanique de la ville de Clermont.	*Linaria*								
	bipartita	100	73	12	5,2 + 1,0	12,6 ± 2,4	100	7	2
	striata	100	68	60	4,6 ± 0,3	11,7 ± 1,4	100	3	13
	reticulata	100	27	7	5,0 ± 0,5	16,4 ± 3,1	100	2	0
	chalepensis	100	0	0			100	0	0
	supina	100	99	—			100	94	—
	triphylla	100	100	0			100	100	0
	minor	100	100	0			100	100	0

* Abréviations : × = multiplié ; hél. fol. = hélices foliaires ; L = longueur ; l = largeur ; p. d. fe. = paire de feuilles ; épicot. = épicotyle ; flor. = florifère.

nombre de rameaux hypocotylaires est moins élevé, la croissance moins rapide, la taille moyenne des feuilles moins grande, surtout sur l'épicotyle.

On peut en déduire qu'une grande vigueur est nécessaire à la multiplication des hélices foliaires ou, plus exactement, que la vigueur, allant de pair avec un dédoublement de centre générateur, doit être plus importante que celle qui permet à l'épicotyle de rester dressé et de fleurir, donc d'échapper à la dominance des bourgeons hypocotylaires. L'absence de floraison serait ainsi une conséquence de corrélations entre bourgeons, comme le port rampant ou le plagiotropisme (51, 163), ce qui, à notre connaissance, n'avait jamais été envisagé. Cette conception sera discutée ultérieurement.

b. *Comportement des autres espèces.* — L. *reticulata* et *L. chalepensis* peuvent cette fois être groupées ensemble, car ni l'une ni l'autre ne réagit nettement au traitement. Nous avons admis que *L. reticulata* faisait transition entre *L. bipartita* et *L. chalepensis* en ce qui concerne l'augmentation de vigueur nécessaire à la production des changements morphologiques. Comme en 1955 et 1957, cette augmentation était plus faible qu'en 1953 et 1958, le résultat observé est donc compréhensible.

L. supina, *L. triphylla* et *L. minor* ne montrent aucune variation, ce qui est parfaitement normal. La vigueur générale des plantes était, dans ce cas encore, diminuée.

2° Autres modes de repiquage. — Pour mieux comprendre l'effet stimulateur d'un repiquage sur terreau de plantules isolées et aussi pour rechercher si les mêmes effets pourraient être obtenus dans d'autres conditions, nous avons comparé divers modes de culture et de repiquage. Nous résumerons ici uniquement les résultats obtenus en 1958, année très favorable, nous l'avons vu, aux réactions morphologiques des plantes.

Repiquage sur sable (tableau VI). — La technique est identique à celle des cultures sur terreau ; seul le milieu où plongent les racines varie. Il est en réalité composé de neuf dixièmes de sable et de un dixième de terre de jardin.

1° Sur *L. bipartita*, *L. striata*, *L. reticulata* et *L. chalepensis*, l'effet est nul : toutes ces espèces se comportent donc, dans ces conditions, d'une façon identique et sont comparables à des témoins non repiqués.

Souvent même les plantes se réduisent à deux tiges : un épicotyle minuscule, rampant, très tôt desséché, et une unique pousse hypocotylaire, parfaitement verticale, et portant une grappe de fleurs peu fournie (Pl. XXVI, fig. 96). De nombreux échantillons d'herbier que nous avons pu observer tant à Strasbourg qu'à Clermont, ou qui nous ont été envoyés d'Afrique du Nord ou des côtes ouest de la France (*L. Pelliceriana L.*, Pl. XXVI, fig. 95 B), sont de ce type. Il semble donc que, dans la nature, un grand nombre d'espèces du sous-genre *Linariastrum*, lorsqu'elles germent dans des conditions peu favorables, ont une telle morphologie

simplifiée qui résume de la façon la plus schématique l'opposition qui existe entre rameaux végétatifs et rameaux reproducteurs.

Sur *L. striata* et *L. chalepensis*, ce mode de culture a une autre conséquence : la disparition très fréquente des pousses hypocotylaires rampantes non florifères qui caractérisent ces espèces dans les conditions normales (comparer fig. 94 et 96). On peut donc se demander si leur absence chez d'autres espèces comme *L. bipartita* ou *L. reticulata* est un fait important, un caractère spécifique, ou s'il s'agit seulement d'une influence de milieu, de conditions de culture défavorables au développement de telles ramifications.

2° Sur *L. supina*, comme sur *L. triphylla*, la culture sur sable réduit également beaucoup le nombre des pousses développées sur une plante, mais, dans ce cas, l'épicotyle est presque toujours dominant. Il est même souvent le seul à fleurir. *L. triphylla* se comporte donc comme *L. hirta* dans les plates-bandes témoins (voir fig. 9, p. 17) ou comme un *Chænorrhinum*.

Ce résultat confirme que, abstraction faite de la forme foliaire et de la phyllotaxie, les espèces du groupe de *L. supina* et celles du groupe de *L. triphylla* ont des tendances morphologiques très voisines. Il montre aussi qu'en cas de mauvaise nutrition c'est toujours la pousse normalement dominante qui voit sa préséance exagérée. C'est là l'inverse de ce que nous a montré le repiquage sur terreau : c'est une preuve supplémentaire en faveur de l'idée suivante : augmenter la vigueur générale d'une plante revient à diminuer les corrélations d'inhibition entre ses bourgeons.

Les changements morphologiques décrits étaient donc bien une conséquence de cette diminution. Le lien entre morphologie et corrélations entre bourgeons s'exprime donc plus nettement encore.

Repiquage sur terreau par groupes de six a dix plantes réunies (Tableau VI). — Ces expériences étaient destinées à séparer les conséquences de la transplantation et celles de l'isolement des plantules. Les résultats doivent donc être comparés à ceux du tableau IV. Or, ils sont très différents.

Dans l'ensemble des essais réalisés avec *L. bipartita*, *L. striata*, *L. reticulata* et *L. chalepensis*, seuls quelques épicotyles de *L. bipartita* et *L. striata* ont fleuri, après avoir produit des feuilles longues et étroites, mais sans jamais multiplier leurs hélices foliaires. Toutes les autres plantes se sont comportées comme les témoins non repiqués.

Il en a, bien entendu, été de même pour *L. supina*, *L. triphylla* et *L. minor*.

Les quelques exceptions notées ci-dessus s'observent sur des individus qui, pour une raison qui nous échappe, se sont développés avec une vigueur plus grande que celle de leurs voisins sans pour cela atteindre celle des plantes isolées. Il est donc certain qu'une vigueur suffisante est indispensable à la floraison de l'épicotyle de *L. bipartita* et *L. striata* et qu'il faut une vigueur plus grande encore, à la fois pour augmenter le nombre

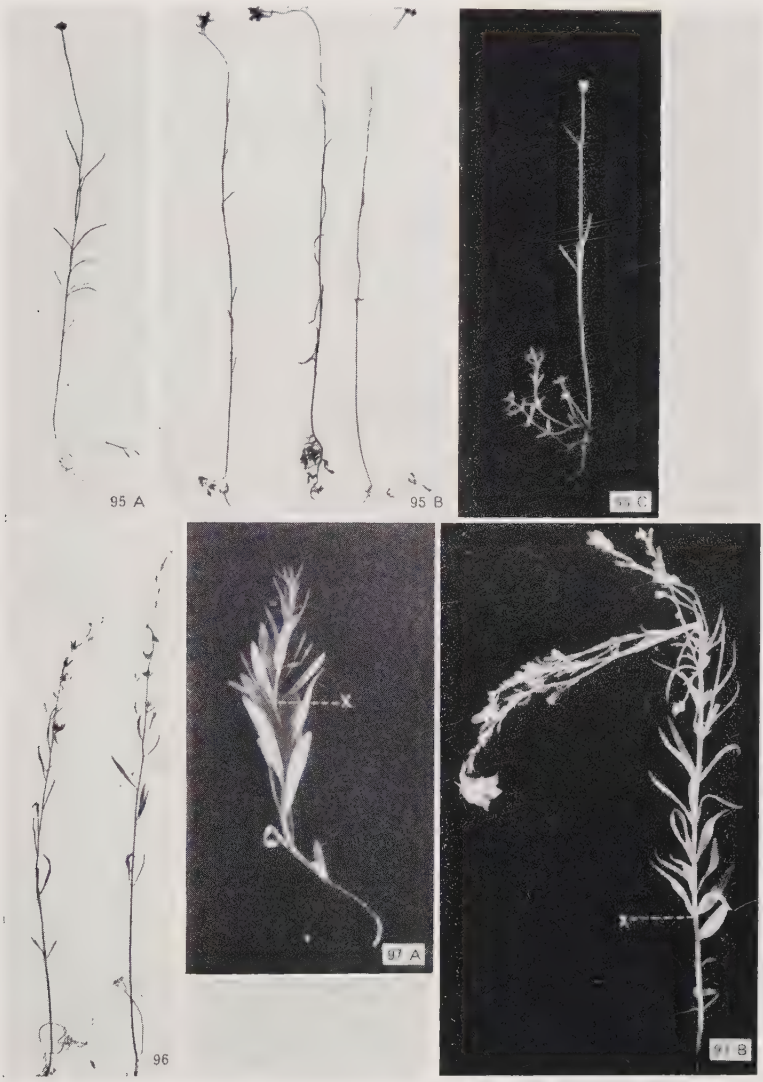


PLANCHE XXVI.

FIG. 95. — Aspect de quelques Linaires développées sur sol sableux : elles sont réduites à une seule pousse florifère. On note que, dans tous les cas, l'épicotyle et, s'ils existent, les rameaux hypocotylaires rampants sont desséchés.

A : *L. reticulata* Desf. ;

B : *L. pelliceriana (L)* Mill. ;

C : *L. heterophylla* avec rameaux hypocotylaires rampants bien caractérisés.

FIG. 96. — *L. chalepensis (L)* Mill. : aspect de plantes repiquées sur sable. On notera la similitude avec les échantillons de la figure 95.

FIG. 97. — Épicotyles de *L. bipartita* Willd. Après ablation répétée des rameaux hypocotylaires : ils fleurissent, multiplient leurs hélices foliaires (x) et modifient la forme de leurs limbes.

des feuilles sur les verticilles de ces deux espèces, et pour provoquer la mise à fleurs des tigelles chez *L. reticulata* et *L. chalepensis*.

L'effet de ce mode de repiquage peut s'expliquer par une concurrence entre les plantules voisines. Cette concurrence ne doit pas être de longue durée, car les rameaux hypocotylaires sont bien développés et fleurissent

Tableau VI.

Comportement des épicotyles de quelques Linaires après repiquage des plantules selon diverses modalités.

Mode de repiqu. *.	Espèce étudiée : *Linaria*.	Nombre de plantules repiquées **.	Nombre d'épicot. ayant fleuri.	Nbre d'épicot. ayant × leurs hél. fol.
Culture sur sable.	*Linaria*			
	bipartita	200	18	0
	striata	200	10	0
	reticulata	100	6	0
	chalepensis	100	0	0
	triphylla	200	200	0
	supina	200	200	0
	minor	100	100	0
Repiquage en groupes.	*bipartita*	400	46	2
	striata	200	14	17
	reticulata	200	5	0
	chalepensis	100	0	0
	triphylla	200	200	0
	supina	200	200	
Hypocot. sortis de terre.	*bipartita*	100	0	0
	striata	100	0	0
	reticulata	100	0	0
	chalepensis	50	0	0
	triphylla	100	100	0
	supina	100	87	
Plantes d'âges variés ***.	*bipartita* (témoins)	200	136	115
	bipartita (1er âge)	200	64	13
	bipartita (2e âge)	200	0	0

(*) Voir texte pour le détail des techniques.

(**) Les témoins sont identiques à ceux du tableau IV, p. 146 (expériences de 1958).

(***) Voir texte pour la définition de l'âge des plantules. Abréviations : × = multiplié ; repiqu. = repiquage ; épicot. ou hypocot. = épicotyles ou hypocotyles ; hél. fol. = hélices foliaires.

abondamment. Or, nous savons qu'ils sont alors capables de paralyser eux-mêmes l'évolution des épicotyles si la vigueur de ces derniers n'a pas été suffisamment augmentée auparavant. Les interactions entre individus très proches auraient pour effet d'annuler l'effet stimulateur du repiquage sur terreau, effet qui doit être suffisant avant l'entrée en croissance rapide des bourgeons hypocotylaires et qui, donc, ne peut s'exercer que pendant un laps de temps relativement court. Ce caractère temporaire de l'influence du repiquage sur les épicotyles ou, ce qui revient au même, l'induction définitive du devenir de ces pousses sur les plantules très jeunes sera, un peu plus loin, examiné à nouveau à la lumière d'autres résultats.

Repiquage de plantules avec hypocotyles hors de terre (Tableau VI). — Ces essais consistent à placer dans de nouveaux pots, sur terreau, les plantules issues de semis, mais en leur laissant dans le sol la position qu'elles occupaient avant le repiquage. On peut ainsi vérifier ce qui, dans les effets de ce repiquage, revient à l'isolement des individus et à l'enfoncement de l'hypocotyle.

Plus encore que dans l'expérience précédente, les résultats sont négatifs. Sur *L. bipartita*, *L. striata*, *L. reticulata* et *L. chalepensis*, les épicotyles sont dès le début couchés sur le sol, et, dès l'apparition des bourgeons hypocotylaires, leur croissance se ralentit. Peu après, ils jaunissent et meurent. Ils se comportent donc comme les témoins non repiqués. Les tendances naturelles des épicotyles sont même exagérées ; sans doute parce que les plantules, incapables de se redresser, gênées par leur contact avec le sol, sont moins capables que jamais de résister à la dominance des bourgeons hypocotylaires. De plus, le nombre de racines néoformées au niveau du collet n'est pas aussi grand que lorsque l'hypocotyle est entièrement enfoui dans le sol, au moins durant les deux semaines qui suivent la mise en place.

Les conséquences de cette rhizogenèse affaiblie s'observent également sur *L. supina* et *L. triphylla*. Leur croissance pendant au moins dix jours est plus lente, les rameaux hypocotylaires vigoureux sont moins nombreux. Toutefois, si les épicotyles sont initialement couchés sur le sol, ils se redressent rapidement, sans doute à cause de certaines tendances naturelles (tissus lignifiés plus abondants) et de la faible influence qu'ont sur eux les pousses hypocotylaires.

Repiquage de plantules d'ages variés (Tableau VI). — Dans toutes les expériences précédentes, les plantules repiquées étaient très jeunes : cotylédons étalés, première paire de feuilles visible, mais non isolée par un entre-nœud, absence d'ébauche de bourgeons hypocotylaires. Or, la plupart des résultats exposés précédemment, et notamment les repiquages de groupes compacts de six à dix individus, suggèrent que le devenir d'un épicotyle normalement dominé se décide peu après la transplantation.

Pour le vérifier, nous avons repiqué isolément et sur terreau des germinations de *L. bipartita*, espèce très favorable de ce point de vue, à trois

stades de leur développement : jeunes plantules correspondant à la description précédente, servant de témoins ; plantules plus âgées avec trois à quatre paires de feuilles sur l'épicotyle et quelques ébauches de bourgeons hypocotylaires ; plantes possédant un épicotyle déjà oblique et plusieurs rameaux adventifs en croissance rapide.

L'essai répété à plusieurs reprises a donné des résultats constants : seuls les témoins ont montré les réactions morphologiques habituelles (voir tableau VI) ; aucun épicotyle des plantes de deuxième âge n'a échappé à la dominance hypocotylaire. L'effet a été irrégulier sur les cultures repiquées au premier âge : un certain nombre de tigelles ont fleuri, mais la multiplication des hélices foliaires a été pratiquement nulle. Un examen plus attentif a d'ailleurs prouvé que ce sont des plantes avec développement faible et tardif des rameaux hypocotylaires qui ont réagi. L'épicotyle a donc été soumis plus tard et moins intensément à leur dominance et ainsi a pu profiter de l'augmentation de vigueur produite par le repiquage.

Cette augmentation de vigueur est en effet indubitable dans tous les cas : elle se manifeste par la taille des plantes, par le nombre de rameaux hypocotylaires développés, par l'abondance et la durée de la floraison.

Chez *L. bipartita*, l'épicotyle peut donc être soustrait à l'influence des pousses hypocotylaires si, artificiellement, on le favorise au début de son développement. Si cette stimulation est suffisante, lorsque les rameaux adventifs se développent, ils ne peuvent plus influencer fortement son devenir. Il se comporte alors comme une pousse normale capable de former des organes reproducteurs. Mais, si l'augmentation artificielle de vigueur a lieu un peu plus tard, alors que les rameaux hypocotylaires sont déjà présents et ont amorcé leur croissance, c'est à eux seuls qu'elle profite. Tout se passe comme s'ils la détournaient de l'épicotyle sur lequel ils ont déjà commencé à exercer une dominance.

Cette limitation dans le temps des possibilités d'action expérimentale sur le devenir d'un épicotyle dominé explique aussi pourquoi toutes les plantes d'une même série de transplantation ou d'un même semis ne réagissent pas de même (voir tableaux IV et V). Le développement des bourgeons hypocotylaires n'a pas toujours la même intensité ; il est plus précoce sur certaines plantes que sur d'autres ; la croissance des jeunes rameaux n'est enfin pas uniforme.

Sur *L. reticulata* et, à plus forte raison, sur *L. chalepensis*, les caractères d'un épicotyle sont tels que la stimulation produite par un repiquage, même réalisé dans les conditions les plus favorables, n'est plus suffisante pour les soustraire entièrement à la dominance hypocotylaire. Dans le cas de *L. chalepensis*, on peut même se demander si le devenir de la tigelle n'est pas définitivement fixé ou induit comme l'est, par exemple, le plagiotropisme de certains bourgeons (*Araucaria*) ou de certains stolons (*Mentha*).

C'est pour en décider que nous ferons appel à de nouvelles techniques : ablation totale et répétée des organes dominants ; isolement et bouturage des organes dominés.

***

Avant de décrire les résultats obtenus, il nous semble utile de résumer l'influence des divers modes de repiquage :

1° Une certaine vigueur de l'ensemble de la plante est nécessaire pour qu'un organe légèrement dominé (épicotyle de *L. bipartita* ou de *L. striata*) atteigne un développement suffisant pour fleurir. Le repiquage ne sera suivi d'effets qu'autant qu'il réalisera cette stimulation.

2° Elle devra, pour être plus efficace, s'exercer avant que les rameaux hypocotylaires aient atteint un développement important.

3° Dans le cas d'un organe plus fortement dominé, la stimulation produite par le repiquage n'est jamais suffisante pour modifier son comportement (*L. chalepensis*).

4° La morphologie caractéristique des diverses espèces ou groupes d'espèces vient de l'intensité des corrélations qui existent entre épicotyle et rameaux hypocotylaires.

5° Lorsqu'on augmente expérimentalement la possibilité de concurrences, on favorise du même coup l'organe normalement dominant (cultures sur sable).

6° On peut toutefois se demander si le devenir de certains épicotyles n'est pas induit très précocement de façon définitive (*L. chalepensis*) et donc si l'importance des corrélations est absolument générale.

Influence de l'ablation des organes dominants sur le développement des organes dominés.

L'étude morphologique comparée des Linaires nous a appris que les organes apparemment dominants sont de deux sortes :

1° Épicotyles de *L. minor* ou *L. hirta.*

2° Rameaux hypocotylaires florifères de *L. bipartita*, *L. striata*, *L. reticulata* ou *L. chalepensis.*

Nous décrirons successivement les résultats obtenus dans ces deux cas. Mais, pour accroître la portée des conclusions, nous ferons état de ceux fournis, après les mêmes essais, par les espèces sur lesquelles existe une absence apparente de concurrences entre rameaux (*L. triphylla*, *L. supina*).

***1° Ablation des épicotyles de* L. minor *et* L. hirta.** — Première expérience. — Les plantules sont repiquées isolément sur terreau, puis, lorsque leur croissance s'accélère, c'est-à-dire que l'épicotyle porte deux à trois paires de feuilles, il est supprimé en coupant, soit immédiatement au-dessus des cotylédons, avec ablation simultanée des axillaires de ces feuilles, soit immédiatement au-dessous d'elles. Quelle que soit la modalité, le résultat est toujours le même : un certain nombre de plantules meurent, sans doute par manque de surface assimilatrice et de réserves, mais, sur

toutes celles qui survivent, un à trois bourgeons hypocotylaires apparaissent et se développent, engendrant des axes de remplacement en tout point semblables à l'épicotyle : la ramification est la même, la forme foliaire est restée constante ; tous fleurissent et fructifient abondamment. La phyllotaxie seule diffère sur le *Chænorrhinum* et le *Linariastrum* : il y a sur les pousses hypocotylaires du premier deux hélices foliaires seulement (feuilles opposées décussées), comme sur un épicotyle. Sur le second, les limbes sont au contraire verticillés par trois, comme chez *L. triphylla* ou comme sur les témoins intacts possédant une ramification hypocotylaire en croissance.

Deuxième expérience. — La décapitation est pratiquée sur des plantes beaucoup plus âgées ayant déjà épanoui leurs premières fleurs. Dans ce cas, aucune ne meurt après l'ablation, car l'hypocotyle est déjà lignifié et contient des réserves, mais le résultat est le même : après un temps de latence assez long (huit à quinze jours), les ébauches (préformées) des bourgeons hypocotylaires se développent, de nouvelles apparaissent. L'une d'entre elles, au moins, sur chaque plante, atteindra la taille d'un épicotyle normal, fleurira et fructifiera.

Il s'agit donc bien d'une dominance de type classique, exercée par l'épicotyle sur les méristèmes sous-jacents, puisqu'elle est dans tous les cas levée par une décapitation.

2° Ablation des rameaux hypocotylaires des espèces à épicotyles normalement dominés. — Comme ci-dessus, les ablations ont été faites à des stades divers du développement de plantes repiquées ou non.

A. Ablations précoces et répétées. — Les bourgeons sont supprimés dès qu'ils apparaissent sur l'hypocotyle ou à la surface du sol. Les plantes sont de plus visitées tous les jours et toutes les nouvelles régénérations sont alors détruites.

Nous décrirons successivement les résultats obtenus avec *L. bipartita* et *L. striata*, puis ceux fournis par *L. reticulata* et enfin par *L. chalepensis*. Quelques chiffres sont consignés dans le tableau VII.

a. *Comportement de* L. bipartita *et* L. striata. — Sur ces deux espèces, les ablations répétées ne modifient pas sensiblement les caractères des plantules repiquées.

En année favorable (1953 ou 1958), tous les épicotyles fleurissent ; beaucoup multiplient auparavant leurs hélices foliaires ; tous forment progressivement des limbes longs et étroits, presque tous restent dressés. Mais l'ensemble des valeurs obtenues ne diffère pas significativement de celui donné par les témoins intacts. (Comparer les tableaux IV et VII) (Pl. XXVI, fig. 97 A, B.)

En année moins favorable (1957, par exemple), la floraison et le changement de forme foliaire restent généralisés (Pl. XXVII, fig. 98), mais certaines

TABLEAU VII. — INFLUENCE DE L'ABLATION RÉPÉTÉE DES BOURGEONS HYPOCOTYLAIRES SUR LE COMPORTEMENT DE L'ÉPICOTYLE DE QUELQUES LINAIRES. (Ablations précoces : voir texte.)

Année de l'expérience.	Espèce étudiée.	Mode de cult.	Comportement des plantes traitées.					Comportement des témoins.			
			Nombre de plantes traitées.	Nombre d'épicot. ayant fleuri.	Nombre d'épicot. ayant changé leur forme fol.	Nombre d'épicot. ayant × leurs hél. fol.	Nombre d'épicot. ayant fleuri en restant prostrés.	Nombre de plantes observ.	Nombre d'épicot. ayant fleuri.	Nombre d'épicot. ayant changé leur forme fol.	Nombre d'épicot. ayant × leurs hél. fol.
1953	*Linaria biparta*	Plantes repiquées sur terreau.	108	108	108	87	21	97	79	82 (*)	74
	striata		54	54	54	49	5	50	31	39	34
	reticulata		57	57	57	3	17	48	7	7	0
	chalepensis		86	80	80	0	22	0	0	0	
	triphylla		43	43	0	0	0	35	35	0	0
1958	*Linaria bipartita*	Plantes repiquées sur terreau.	209	197	197	169	33	53	43	46	39
	striata		67	63	63	57	9	46	41	41	37
	reticulata		193	193	193	11	79	42	4	6	0
	chalepensis		56	50	53	0	10	54	0	0	0
	triphylla		48	48	0	0	5	38	38	0	0
1957	*Linaria bipartita*	Plantes repiquées sur terreau.	106	106	106	19	76	102	89	91	16
	striata		98	94	94	91	19	64	37	39	21
	reticulata		109	109	109	3	77	94	5	5	0
	chalepensis		50	39	42	0	26	54	0	0	0
	triphylla		92	92	0	0	14	108	108	0	0
1958	*Linaria bipartita*	Plantes non repiquées.	74	74	74	2	71	56	3	5	0
	striata		56	56	56	9	42	62	5	5	3
	reticulata		47	47	49	0	44	44	0	0	0
	chalepensis		63	54	58	0	49	63	0	0	0

* On remarque que souvent le nombre de plantes ayant multiplié leurs hélices foliaires est un peu plus grand que le nombre de celles qui ont fleuri. Cela tient à la mort prématurée de certains épicotyles (avant l'épanouissement des boutons). Cette mort est due à des causes diverses, mais surtout à des blessures accidentelles lors des ablations ou des observations, les tiges âgées et lignifiées étant très fragiles.

Abréviations : expér. = expérience ; cult. = culture ; Nbre = nombre ; fol. = foliaire ; hél. fol. = hélices foliaires ; × = multiplié ; observ. = observées ; épicot. = épicotyles.

pousses deviennent rampantes et gardent une phyllotaxie opposée décussée.

Cette possibilité d'observer des fleurs sur une tige prostrée, munie à sa base de grandes feuilles larges, est la seule observation nouvelle (aspect analogue à celui de la figure 100). La suppression des bourgeons hypocotylaires n'a donc rien ajouté d'important au repiquage. On peut même se demander si des corrélations d'inhibition de type habituel existent réellement entre les deux types de rameaux.

Les ablations sur plantes non repiquées permettent d'ailleurs de répondre en partie à cette question : presque tous les épicotyles forment des fleurs, mais ils restent, malgré cela, généralement rampants et conservent deux hélices foliaires. Seules la forme et la taille de leurs limbes les distinguent des témoins. Si on admet, d'après le résultat des repiquages, que le port dressé, l'augmentation du nombre des feuilles par verticille sont des indices de vigueur accrue, on peut dire qu'en l'absence des rameaux hypocotylaires, la vigueur des épicotyles n'est pas augmentée ; donc, que leur comportement naturel, leur caractère de rameau faible, n'est pas imposé par les bourgeons vigoureux qui les entourent. Mais on peut penser aussi que la régénération qui se poursuit constamment sur les hypocotyles est suffisante pour empêcher un accroissement suffisant de la vigueur, peut-être en détournant une partie des aliments disponibles.

Au contraire, la floraison est indubitablement soumise à des influences corrélatives puisqu'elle est générale après les ablations, alors qu'elle est très rare sur les témoins. Ce résultat peut d'ailleurs paraître surprenant : sur de nombreuses plantes, il n'y a aucun lien entre vigueur et floraison (55) ; sur d'autres, c'est précisément le rapport inverse qui s'observe (arbres fruitiers) (55, 91). Nous examinerons en détail ce problème dans la discussion générale.

b. *Comportement de* L. reticulata. — Dans ce cas encore, la morphologie des épicotyles n'est pas changée de façon spectaculaire par la suppression des bourgeons voisins capables de croissance rapide : certes, un nombre plus grand de tiges restent dressées, mais la multiplication des hélices foliaires est toujours exceptionnelle. L'augmentation supplémentaire de vigueur que nous supposions nécessaire pour provoquer ce changement dans le fonctionnement des points végétatifs ne s'est donc pas produite.

Au contraire, l'influence sur la floraison est très nette puisque rares sont les épicotyles qui meurent avant d'avoir épanoui au moins quelques fleurs. D'ailleurs, leur durée de vie est toujours beaucoup plus grande que sur les témoins non repiqués (Pl. XXVII, fig. 99 A, B ; Pl. XXVIII, fig. 100). L'expérience suivante le montre mieux encore : une série de plantes est soumise aux ablations répétées du 10 mai au 1er juillet, puis on permet aux dernières régénérations de se développer. Il en résulte un à trois rameaux hypocotylaires dressés qui croissent rapidement et fleurissent. Les épicotyles, au moment de l'arrêt des ablations, avaient déjà quelques fleurs. Beaucoup cessent d'en former de nouvelles (avortement du sommet de la grappe) ; certains jaunissent et meurent avant la

PLANCHE XXVII.

FIG. 98. — *L. bipartita* Willd. : changement de la forme foliaire sur un épicotyle fleuri sur lequel on a pratiqué l'ablation répétée des rameaux hypocotylaires. Par comparaison avec la figure 93, on remarque que la variation est moins progressive.

FIG. 99, *A* et *B*. — *L. reticulata* Desf. : épicotyles ayant fleuri après l'ablation répétée des bourgeons hypocotylaires.

FIG. 101, *A* et *C*. — *L. chalepensis (L)* Mill. : épicotyles ayant fleuri après ablation répétée des bourgeons hypocotylaires. On remarque que tous sont restés longtemps rampants. Noter aussi le changement de forme des limbes.

B : plante témoin avec épicotyle et hypocotylaires rampants non florifères très inhibés.

maturation des capsules. Le 20 juillet, ils sont entièrement desséchés, alors que les témoins sur lesquels les ébourgeonnements ont été poursuivis continuent de fleurir. Sur les plantes de même âge, repiquées mais intactes, aucune des tigelles restées végétatives n'était plus en vie le 20 juin. Celles portant des fleurs faisaient au contraire exception. C'est donc surtout la mise à fleurs qui est responsable de la prolongation d'activité, sans doute par le centre d'attraction qu'elle crée, pour certains aliments, au sommet des tiges.

On juge ainsi de la complexité du phénomène : lorsque l'effet des ablations s'ajoute à celui du repiquage, ni le port, ni la phyllotaxie des épicotyles ne varient ; mais ils peuvent fleurir après avoir modifié la forme de leurs feuilles et mûrir leurs graines grâce à une période de végétation nettement prolongée.

c. *Comportement de* L. chalepensis. — Nous savons que la destinée de l'épicotyle de cette espèce n'est jamais modifiée par le repiquage, quelles que soient les conditions. Elle l'est au contraire clairement par les ablations.

Certes quelques tigelles meurent au bout de quelques semaines, d'autres peuvent être maintenues vivantes près de deux mois tout en restant prostrées et végétatives : elles ne diffèrent alors des pousses témoins que par la taille plus grande de leurs limbes. Mais beaucoup se redressent, forment rapidement des feuilles longues et très étroites et portent une grappe florale longue et bien fournie (Pl. XXVII, fig. 101 A et B).

L'hypothèse d'une induction définitive de ces épicotyles dans le sens végétatif doit donc être abandonnée. Il n'y a pas de différence essentielle entre *L. chalepensis* et *L. bipartita*, mais seulement une différence quantitative : la tigelle de la première espèce est de beaucoup la plus difficile à transformer en pousse florifère.

Naturellement, sa phyllotaxie n'est jamais modifiée (deux hélices foliaires).

Toutes ces conclusions sont également valables pour les hypocotylaires rampants non florifères : nous avons à maintes reprises, sur des plantes repiquées et vigoureuses, conservé, grâce aux ablations, une seule de ces pousses à trois hélices foliaires : elle a toujours formé des fleurs, modifié la forme de ses limbes. Mais elle a toujours conservé sa phyllotaxie primitive.

En résumé, les ablations produisent, sur *L. chalepensis*, des effets différents de ceux d'un repiquage réalisé dans les conditions les plus favorables, sans doute parce qu'il provoque une levée d'inhibition plus importante. Celle-ci n'est toutefois pas suffisante pour faire varier la phyllotaxie, donc pour donner à un épicotyle tous les caractères d'un hypocotylaire florifère.

Sur *L. bipartita*, *L. striata* et même sur *L. reticulata*, cette différence d'influence n'est pas visible parce qu'une augmentation de vigueur beaucoup plus faible est suffisante pour provoquer la mise à fleurs.

Peut-être même l'augmentation de vigueur qui conduit à la multiplication des hélices foliaires sur les deux premières espèces n'est-elle pas nettement supérieure à celle qui est nécessaire pour provoquer la simple floraison d'un épicotyle de *L. chalepensis* ?

B. Ablations tardives. — Ces essais ont été faits uniquement avec des plantules repiquées sur lesquelles l'épicotyle ne manifeste aucune tendance à la floraion. On attend que ceux-ci soient nettement prostrés sans présenter pour cela de signe de jaunissement ou de flétrissement. Tous les hypocotylaires présents sont alors supprimés et on veille ensuite à ce qu'aucune régénération ne se produise.

Le résultat est le même avec les quatre espèces : dans tous les cas, on a pu obtenir une vie prolongée des tigelles, mais jamais une nette reprise de la croissance, jamais de floraison généralisée et à plus forte raison jamais de modification des caractères morphologiques (*).

Nous retrouvons ainsi une idée déjà suggérée par les résultats du repiquage : le devenir des épicotyles de certaines espèces (*L. bipartita*, *L. striata*, et, dans une mesure moindre, *L. reticulata*) peut être modifié par le mode de culture ou les ablations d'organes dominants, mais seulement durant un laps de temps limité.

3° Ablation des rameaux hypocotylaires sur les espèces ne présentant aucune concurrence apparente entre leurs rameaux. — On pouvait espérer des résultats positifs lorsqu'une telle concurrence existe, surtout lorsqu'elle est labile. Or les faits n'ont pas entièrement confirmé cet espoir. Il est donc normal que tous les essais tentés avec *L. triphylla* ou *L. supina* aient été négatifs. Non seulement les caractères morphologiques, mais encore la durée de vie, l'intensité de floraison des épicotyles n'ont pas été modifiés. On est donc en présence non d'un équilibre instable entre des pousses d'égale vigueur, mais d'une indépendance véritable, comparable à celle qui existe sur des plantules à deux pousses cotylédonaires subégales.

4° Conclusion. — 1° L'existence de corrélations actives de type banal explique l'inhibition des bourgeons hypocotylaires sur *L. minor*, *L. hirta* et sans doute sur toutes les Linaires à épicotyle dominant.

2° Cette conclusion n'est pas aussi nette en ce qui concerne les épicotyles rampants de *L. bipartita* et de *L. striata* : les changements morphologiques produits sur eux par les ablations ne diffèrent généralement pas de ceux d'un repiquage fait dans de bonnes conditions. Faut-il penser que les vigoureuses pousses hypocotylaires n'inhibent ni la croissance des tigelles ni la multiplication de leurs hélices foliaires ? Nous ne le pensons pas.

* Nous avons répété en 1959 ces essais avec des plantes non repiquées. Comme la tendance des épicotyles à la survie et à la floraison est encore plus faible qu'après transplantation, les résultats ont également été négatifs.

De nombreuses expériences, précédemment décrites, ont démontré que ces changements étaient liés à une vigueur accrue de l'ensemble d'une plante. Si les ablations sont sans effet, c'est qu'elles n'augmentent pas suffisamment cette vigueur. Plus exactement, si, dans le cas le plus favorable (*L. bipartita* p. ex.), elles n'ajoutent rien à l'effet d'une transplantation, c'est qu'elles ne produisent aucune augmentation supplémentaire de vigueur, donc aucune levée supplémentaire d'inhibition. La cause de cet échec nous semble être dans la présence sur l'hypocotyle d'un centre actif de régénération, impossible à supprimer totalement et qui forme une sorte de barrage entre le système radiculaire et l'épicotyle. C'est donc cette particularité morphologique des Linaires qui fait que, seule, une levée d'inhibition par augmentation généralisée de la vigueur des plantes (repiquage de plantules isolées sur terreau) est efficace.

3° L'exactitude de ces déductions est confirmée par le fait que la floraison des épicotyles rampants est indubitablement inhibée par la présence des pousses hypocotylaires en croissance, fait dont nous avons déjà souligné l'originalité. Les résultats sont particulièrement frappants avec *L. reticulata* et *L. chalepensis*. Les ablations produisent dans ce cas, par rapport au repiquage, une faible augmentation de vigueur, donc une faible levée supplémentaire d'inhibition qui est responsable de la mise à fleurs. Cette levée d'inhibition se manifeste aussi par une prolongation de la vie des épicotyles.

4° Il n'existe sans doute pas chez les Linaires de fixation définitive du devenir de certaines pousses (épicotyles de *L. chalepensis*, par exemple). On met seulement en évidence des différences quantitatives concernant la tendance à l'inhibition et l'aptitude à la floraison.

5° Les rameaux hypocotylaires rampants non florifères (*L. chalepensis*, *L. striata*) ont exactement les mêmes tendances que les épicotyles des mêmes espèces.

6° Sur les espèces à épicotyles dominés, le seul caractère allant toujours de pair avec la mise à fleurs est la forme foliaire. Port dressé et multiplication des hélices foliaires sont les manifestations d'une vigueur accrue. Chez *L. reticulata* et *L. chalepensis*, l'accroissement de vigueur produit expérimentalement ne compense d'ailleurs jamais entièrement les tendances naturelles des pousses à rester prostrées et à conserver deux hélices foliaires.

Influence du bouturage sur le devenir des organes dominés.

Les expériences d'ablation laissent planer un certain doute sur ce qui, dans le comportement des épicotyles d'espèces comme *L. reticulata* ou *L. chalepensis*, est déterminé par des inhibitions corrélatives et par des inductions fixées. Nous avons aussi été amenées à envisager un rôle inhibiteur de l'hypocotyle en tant que centre actif de régénération.

Pour être en mesure de préciser ces deux problèmes, nous avons donc isolé les jeunes tiges et, après enracinement, observé leur développement en l'absence de tout contact avec les autres parties de la plante.

Les boutures sont réalisées de la façon suivante : les jeunes plantules issues de semis sont repiquées afin d'augmenter leur vigueur. Lorsque leurs épicotyles portent deux ou trois paires de limbes, donc bien avant qu'ils engendrent la première ébauche florale, ils sont sectionnés au rasoir. Ils sont alors plantés verticalement dans des terrines à demi remplies de sable humide. Chaque terrine est recouverte d'une plaque de verre. Toutes sont placées soit en serres, soit dans des chambres climatisées, sous éclairage artificiel (5 000 lux durant seize heures sur vingt-quatre fournis par des tubes « blanc de luxe » du commerce).

Au bout de deux à trois jours, la plaque de verre est soulevée durant quelques heures chaque matin afin d'accoutumer les jeunes tiges à une atmosphère moins chargée en humidité. Ce contact direct avec le milieu ambiant est ensuite progressivement augmenté. Au bout de cinq à huit jours (sauf chez *L. reticulata* et *L. chalepensis*), on note les premiers signes de reprise de la croissance apicale et, si on déterre alors les boutures, on remarque des ébauches de racines au niveau de la section. On peut alors soit permettre aux plantes de poursuivre leur développement sur sable, soit les repiquer sur terreau, dans des pots.

Toutes les espèces de Linaires en notre possession et tous les types de pousses se bouturent facilement. Pour toute la durée d'une expérience les pertes ne dépassent pas 15 p. 100. Nous avons cependant surtout expérimenté avec les épicotyles de *L. bipartita*, *L. striata*, *L. reticulata* et *L. chalepensis*. Mais, pour comparaison, nous avons toujours cultivé en même temps des épicotyles isolés de *L. triphylla* et de *L. supina*, ainsi que des rameaux hypocotylaires rampants, non florifères de *L. chalepensis* et, lorsque possible, de *L. reticulata*. Nous avons même utilisé des épicotyles de *L. minor*.

Les résultats ont été les suivants (tableau VIII).

***1° Comportement de* L. bipartita *et* L. striata.** — Les épicotyles de *L. bipartita* et *L. striata* fleurissent tous, après avoir comme de coutume modifié la forme de leurs limbes. (Les valeurs du rapport L/l sont identiques à celles du tableau IV.) Mais :

1° Beaucoup, surtout chez *L. bipartita*, gardent des feuilles opposées décussées. L'augmentation du nombre des centres générateurs est donc moins fréquente qu'après repiquage ou ablation des rameaux hypocotylaires (fig. 102 B, Pl. XXVIII) en année favorable.

2° Ils restent tous dressés jusqu'à ce qu'ils dessèchent après avoir mûri leurs capsules.

***2° Comportement de* L. reticulata.** — *L. reticulata* se comporte cette fois exactement comme *L. bipartita*. Mais, comme les changements de

phyllotaxie étaient plus rares après ablation des pousses dominantes, il sera nécessaire de chercher à comprendre la signification de l'augmentation du nombre de feuilles par verticille. On se souvient aussi qu'après les ablations certains épicotyles restaient rampants et ne se redressaient qu'à leur extrémité peu avant de fleurir (fig. 100). Ce type d'exceptions n'existe plus après bouturage. On pourrait donc conclure que le bouturage a levé une inhibition et que les régénérations sur l'hypocotyle en étaient la cause (Pl. XXIX, fig. 105).

Ces observations s'appliquent intégralement aux hypocotylaires rampants à trois hélices foliaires dont on peut obtenir le développement en serres après culture hivernale des plantules (fig. 105).

3° Comportement de **L. chalepensis.** — Il est également très voisin de celui de *L. reticulata :*

1° Tous les épicotyles bouturés fleurissent à de rares exceptions près sur lesquelles nous reviendrons (Pl. XXVIII, fig. 102 E).

2° Tous restent dressés et vivent assez longtemps pour disséminer des graines que nous avons pu récolter et faire germer.

3° La multiplication des hélices foliaires est rare, mais s'observe cependant sur quelques boutures. Or elle n'existait jamais ni après repiquage ni après ablation des rameaux hypocotylaires (voir tableaux IV et VII). La seule hypothèse satisfaisante pour expliquer ces faits est que, dans ce cas encore, le centre de régénération de l'hypocotyle exerce un effet inhibiteur. Mais cet effet est trop faible pour que sa disparition provoque un changement profond de la phyllotaxie. Certaines tendances propres à ces épicotyles, tendances que nous décrirons dans un instant, doivent d'ailleurs s'opposer à ce qu'il en soit autrement.

4° Les pousses hypocotylaires, rampantes, non florifères, réagissent exactement comme les épicotyles, mais le nombre des hélices foliaires reste ce qu'il était au moment du bouturage (Pl. XXVIII, fig. 102 A, C).

4° Remarques et conclusions. — L'observation comparée des boutures de ces trois espèces conduit d'autre part aux remarques suivantes :

1° Toutes choses égales d'ailleurs, l'apparition de la première fleur est plus précoce chez *L. bipartita* que chez *L. reticulata* et plus précoce encore chez *L. reticulata* que chez *L. chalepensis*. La floraison des rameaux hypocotylaires spécialisés se fait au contraire avec la même rapidité sur les trois espèces.

2° Les premières fleurs formées chez *L. chalepensis* sont nettement différentes des fleurs normales (Pl. XXVIII et XXIX, fig. 103 et 104) : la corolle est petite, verdâtre ; elle ne s'épanouit pas. L'ovaire très réduit produit peu de graines. Au contraire leur calice est anormalement développé. Si on considère avec Plantefol (131) que la nature du calice est différente

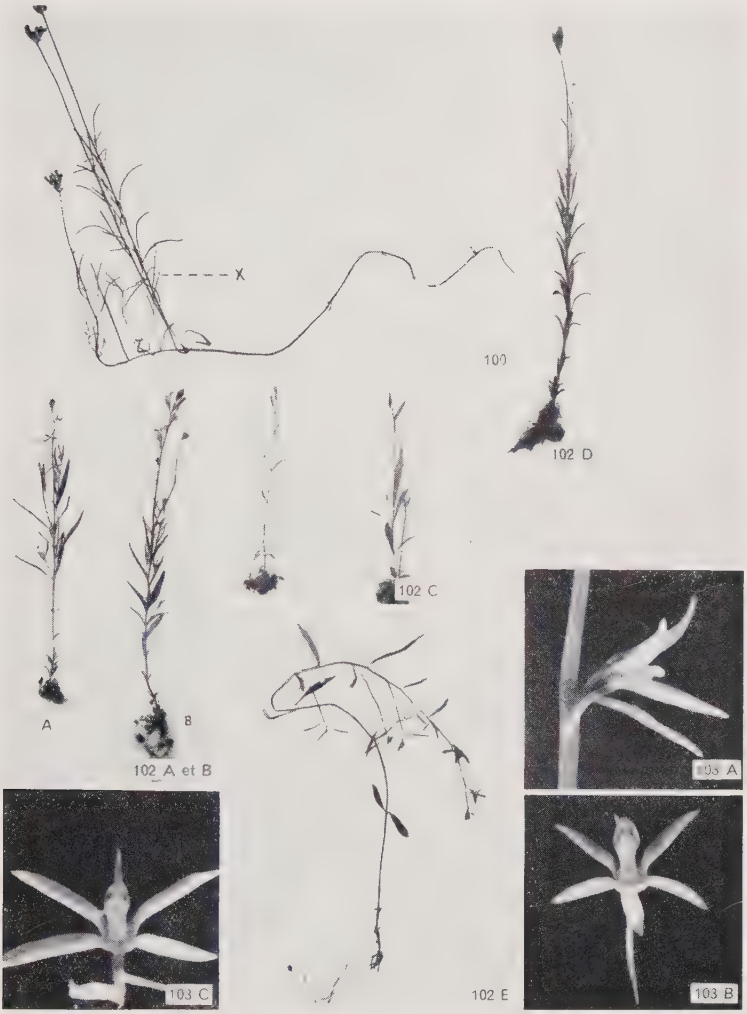


PLANCHE XXVIII.

FIG. 100. — *L. reticulata* Desf. : épicotyle d'une plante ayant subi l'ablation répétée des bourgeons hypocotylaires : la pousse est restée rampante très longtemps, mais s'est redressée peu avant de fleurir en même temps que se développait un certain nombre de bourgeons axillaires (×).

FIG. 102. — Boutures d'épicotyles ou de rameaux hypocotylaires de quelques Linaires.

A : *L. chalepensis (L)* Mill. : hypocotylaire rampant à 3 hélices foliaires (culture sur terreau) ;

B : *L. bipartita* Willd. : épicotyle ayant conservé 2 hélices foliaires (culture sur terreau) ;

C : *L. chalepensis* : deux hypocotylaires non florifères à 3 hélices foliaires. Boutures demeurées sur sable (voir texte) ;

D : *L. bipartita* Willd. : hypocotylaire à 3 hélices foliaires ;

E : *L. chalepensis (L)* Mill. : épicotyle. Bouture demeurée sur sable.

FIG. 103. — Fleurs anormales sur des boutures d'épicotyles de *L. chalepensis*. Noter le faible développement de la corolle qui est ici à son maximum d'épanouissement (voir aussi pl. XXIX, fig. 1030).

de celle des autres parties de la fleur, on peut dire qu'à la base de l'inflorescence issue d'un épicotyle bouturé les caractères végétatifs sont exaltés et les caractères floraux mal explicités. Ce n'est, en effet, qu'au niveau de la quatrième ou cinquième fleur que la morphologie devient typique.

3° Même si elles sont l'objet de soins identiques, les boutures d'épicotyles ne se développent pas de la même façon sur les trois espèces. Chez *L. bipartita*, elles poursuivent déjà lentement leur croissance avant d'être enracinées. Après leur transplantation sur terreau elles produisent encore quelques feuilles assez larges (L/*l* voisin de 7), puis c'est progressivement qu'on passe aux limbes très étroits (L/*l* voisin de 13) qui précèdent les premières fleurs. On note tout au plus quelques entre-nœuds plus courts qui correspondent aux paires de feuilles déjà formées lors de la mise en expérience (Pl. XXVIII, fig. 102 B).

Au contraire, chez *L. reticulata* et surtout chez *L. chalepensis*, il n'y a pas, le plus souvent, de transition entre les limbes courts et larges (L/*l* voisin de 4 à 5) qui étaient initiés lors du sectionnement des épicotyles et les feuilles formées par la suite, qui, immédiatement, sont semblables à celles d'une pousse hypocotylaire florifère (L/*l* supérieur à 9).

Plus exactement, durant six à quinze jours, la croissance a été complètement stoppée. Lorsqu'elle reprend, elle est d'emblée rapide et le nouveau type de feuilles apparaît. C'est également alors que, sans transition, le nombre d'hélices foliaires peut changer. Les nouveaux entre-nœuds sont longs ; il arrive même que les limbes ne soient plus opposés (Pl. XXIX et XXX, fig. 105 A, B, C, D). Mais ceux, larges et courts, qui sont insérés plus bas ne se séparent plus en paires bien distinctes ; ils forment, au contraire, une petite rosette du centre de laquelle sort la hampe de l'inflorescence (Pl. XXX, fig. 105 C, D).

Il semble donc que, dans certains cas, la plante ne puisse choisir qu'entre deux morphologies bien distinctes ; qu'un état est incapable de se transformer progressivement en un autre. On peut penser aussi que la période d'arrêt apparent de la croissance correspond au temps nécessaire pour que s'effectuent les transformations indispensables au niveau du méristème terminal. Ce dernier se débarrasserait alors de ses « tendances végétatives » et la difficulté de ce changement serait marquée par ce temps de latence qui manque sur les espèces dépourvues de tendances fixées.

Cette manière de voir permet aussi d'expliquer pourquoi quelques boutures de *L. chalepensis* n'ont pas fleuri aux dépens du méristème terminal, bien que nettement dressées et enracinées. Elles forment la rosette de feuilles larges et courtes, mais rien ne se développe au centre. A la dissection, on voit que l'apex est desséché. Souvent, ce sont quelques bourgeons axillaires situés plus bas qui se développent en minces rameaux florifères. Ni *L. bipartita*, ni même *L. reticulata* n'ont présenté cette particularité.

Une étude anatomique et cytologique aurait été intéressante. Elle n'a

PLANCHE XXIX.

FIG. 104. — Fleurs normales de *L. chalepensis (L)* Mill. Comparer avec celles de la figure 103.

FIG. 105. — *L. reticulata* Desf. : *A* : bouture d'épicotyle avec multiplication des hélices foliaires. Noter les entre-nœuds très courts qui séparent les 2 paires de feuilles supérieures et le premier verticille de trois feuilles. *B* : bouture de la même série expérimentale ayant conservé deux hélices foliaires.

pu être faite par suite du très mauvais pouvoir germinatif des graines de *L. chalepensis* récoltées à Clermont.

4° Les résultats obtenus avec *L. bipartita* et *L. reticulata* sont très voisins en serres et en chambres climatisées sous éclairage artificiel (Tableau VIII). Il n'en est pas de même pour *L. chalepensis* qui se singularise donc une fois encore. Cette espèce est, en effet, dans ces conditions, incapable de former des pousses hypocotylaires florifères ou de modifier le devenir d'un épicotyle isolé par bouturage ou stimulé par l'ablation des autres rameaux. Une plantule normale engendre de nombreux rameaux rampants à feuilles larges et courtes, verticillées par trois ou quatre, et qui sont certainement l'équivalent des hypocotylaires non florifères qui se développent à la lumière solaire directe. Mais leurs limbes, comme ceux de l'épicotyle long et grêle, sont curieusement enroulés par épinastie ; ce qui donne aux plantes un aspect très caractéristique (Pl. XXX, fig. 106). Les boutures de ces tiges s'enracinent très bien, mais aucun de leurs caractères n'est pour cela modifié. Chaque sommet peut engendrer une tige très longue (20 cm parfois), vivant plusieurs mois, mais qui reste prostrée et se ramifie très rarement. Il n'y a dans ce cas aucun arrêt de croissance après bouturage, aucune rosette basale. Ce résultat est normal si on admet que ces deux phénomènes sont des manifestations marquant le passage de l'état végétatif à l'état floral.

Nous n'avons pu, pour l'instant, savoir pourquoi la lumière artificielle est inapte à provoquer la floraison de *L. chalepensis*.

Terminons par trois remarques : 1° les boutures d'espèces comme *L. triphylla* ou *L. supina*, dont l'épicotyle n'est pas dominé, restent identiques aux témoins. Qu'elles soient réalisées avec des sommets d'épicotyles ou des rameaux hypocotylaires, elles fleurissent, restent dressées et conservent la même forme foliaire et une phyllotaxie normale.

Il en est de même pour l'épicotyle de *L. minor* et pour les bourgeons de ses hypocotyles, lorsqu'on les isole après avoir, une dizaine de jours auparavant, provoqué leur croissance par décapitation de la tige principale.

Les modifications décrites dans les paragraphes précédents ou celles dont il va être question maintenant caractérisent donc les seules Linaires à épicotyles dominés.

2° Pourquoi observe-t-on quelques cas de multiplication d'hélices foliaires sur les épicotyles de *L. reticulata* et surtout de *L. chalepensis*, alors qu'il n'y en avait aucun après ablation des rameaux hypocotylaires ou repiquage des plantules sur terreau ?

Nous avons préalablement conclu que l'augmentation du nombre des feuilles par verticille est la conséquence d'une vigueur accrue. Cette interprétation est-elle remise en question ? Les boutures sont en effet bien moins vigoureuses que les tigelles de plantes repiquées, que les ablations de bourgeons hypocotylaires aient été faites ou non.

Nous ne le pensons pas. En effet :

Tableau VIII.

Comportement des boutures obtenues avec les épicotyles isolés de quelques Linaires.

Date des expér.	Lieu et mode de culture.	Espèce étudiée.	Nombre de boutures observées *.	Nombre de boutures ayant			
				fleuri.	changé leur forme foliaire.	× leurs hélices foliaires.	conservé un port dressé.
Mai 1953.	Serres de l'Institut Botanique de Strasbourg. Boutures transportées sur terreau (voir texte).	*Linaria :*					
		bipartita	56	56	56	29	54
		striata	72	72	72	37	72
		reticulata	148	141	141	29	148
		chalepensis	173	161	161	23	173
		triphylla	52	52	0	0	52
		supina	47	47	0	0	47
Mai 1953.	Serres de l'Institut Botanique de Strasbourg. Boutures restées sur sable.	*Linaria :*					
		bipartita	86	86	86	4	86
		striata	65	65	65	11	65
		reticulata	97	97	97	10	97
		chalepensis	103	94	94	7	103
Juin 1955.	Couches du Laboratoire de Botanique de Clermont. Transport sur terreau.	*Linaria :*					
		bipartita	200	200	200	26	200
		striata	93	93	93	17	93
		reticulata	106	106	106	8	106
		chalepensis	252	240	248	13	252
		triphylla	51	51	0	0	51
Janvier 1956.	Chambres lumineuses de Clermont (voir texte). Boutures restées sur sable.	*Linaria :*					
		bipartita	156	156	156	12	156
		reticulata	82	82	82	1	80
		chalepensis	73	0	0	0	16
		triphylla	65	65	0	0	65
		supina	38	38	0	0	32
		minor	53	53	0	0	53

(*) Seules les boutures s'étant bien enracinées sont étudiées. Les résultats sont relevés six semaines après la mise en expérience.

— L'interprétation s'applique toujours parfaitement à *L. bipartita* et *L. striata*. Leurs épicotyles bouturés croissent assez lentement, n'atteignent pas une grande taille et, corrélativement, ils conservent le plus souvent des feuilles opposées décussées. De plus, c'est en culture sur sable que cette proportion est la plus forte.

— C'est toujours après un arrêt prolongé de la croissance que l'on note le changement de phyllotaxie chez *L. reticulata* ou *L. chalepensis*. Le point végétatif a cessé d'engendrer limbes et entre-nœuds pour une cause inconnue certes, mais qui ne peut être une inhibition corrélative. Il a donc pu subir de profondes modifications, mais pour des raisons différentes de celles qui interviennent lors de la formation d'un nouveau centre générateur chez *L. bipartita*. Il est même possible que, dans certains cas au moins, l'apex principal ait avorté et qu'il ait été remplacé par un méristème axillaire voisin. Or, on sait que ces derniers fonctionnent généralement avec au moins trois hélices foliaires.

De plus, le nombre des exceptions est le même sur les boutures restées sur sable et sur celles transportées sur terreau.

On ne les observe également jamais lorsque la rosette basale fait défaut, c'est-à-dire lorsque l'arrêt initial de croissance a été bref ou inexistant.

Il nous semble donc que ces modifications, toujours exceptionnelles (elles dépassent rarement 10 p. 100), diffèrent par nature de celles qui nous ont préoccupée jusqu'ici. On peut difficilement les attribuer à la disparition de l'effet inhibiteur exercé par les régénérations hypocotylaires. Toutes les boutures possèdent en effet pendant longtemps un système radiculaire beaucoup moins important que celui d'une plante entière de même âge et, il est utile de le répéter, la diminution de vigueur qui en résulte annule aisément la stimulation qui peut provenir de l'absence de bourgeons hypocotylaires (comparer, par exemple, les figures 101 et 102 et les figures 99 et 105).

3° Si on compare le nombre de cas où il y a multiplication des hélices foliaires sur les épicotyles de *L. striata* et sur ceux de *L. bipartita*, après bouturage, après ablation des rameaux hypocotylaires, mais aussi après repiquage ou même sur des plantes non repiquées, on note toujours que la proportion est un peu plus élevée pour *L. striata* (voir tableaux IV, V, VI, VII, VIII). A vigueur égale, cette espèce a donc une tendance un peu plus grande à porter, sur ses épicotyles, des feuilles verticillées par trois. Autrement dit, le seuil de vigueur nécessaire à la multiplication des hélices serait plus bas sur *L. striata* que sur *L. bipartita*.

Certes, la différence est faible, mais sa constance nous a conduite à la prendre en considération et à formuler l'hypothèse suivante : *L. striata* ne ferait-elle pas transition entre le groupe d'espèces à feuilles normalement opposées décussées sur l'épicotyle (*L. chalepensis*, *L. reticulata*, *L. bipartita*) et celui où, quelles que soient les conditions de culture et la vigueur, un verticille vrai de trois ou quatre pièces apparaît immédiatement au-dessus des feuilles qui font suite aux cotylédons (*L. supina*, *L. Broussonnetii*, *L. amethystea*, etc.) ?

Nous serions ainsi en présence d'une difficulté croissante pour parvenir à une multiplication des hélices foliaires depuis *L. supina* jusqu'à *L. chalepensis*, en passant, dans l'ordre, par *L. striata*, *L. bipartita* et *L. reticulata*. La vérification de cette hypothèse créerait dans le genre une unité que la morphologie comparée et les expériences décrites jusqu'ici n'ont pas permis de dégager.

Aussi avons-nous réalisé une dernière série d'observations et d'expériences que nous allons décrire maintenant.

Facteurs héréditaires, facteurs du milieu et phyllotaxie des Linaires.

Nos recherches ont été poursuivies dans deux directions :

1° Par des cultures en lumière artificielle peu intense, nous avons cherché à abaisser fortement la vigueur des espèces du groupe morphologique de *L. supina* afin de diminuer, si possible, le nombre des centres générateurs de feuilles.

2° Nous avons cultivé côte à côte de nombreuses souches de *L. striata*, ainsi que des espèces voisines (*L. purpurea*, *L. vulgaris*), avec l'espoir de découvrir sur certaines, sans augmentation artificielle de vigueur, un nombre anormalement élevé de verticilles complexes sur les épicotyles.

1° Comportement des Linaires en lumière artificielle faible. — Depuis le semis, les cultures sont réalisées dans une chambre climatisée à lumière artificielle dont les constantes sont les suivantes : T° diurne = 21° ± 1 ; T° nocturne = 16° ± 1 ; humidité relative 72 p. 100 ± 3 ; durée de l'éclairement seize heures sur vingt-quatre heures ; intensité de l'éclairement 1 300 à 1 500 lux * ; lumière provenant uniquement de tubes fluorescents du commerce type « blanc de luxe ».

Pour comparaison, les mêmes essais sont faits, en même temps, dans une deuxième chambre, réglée comme la précédente, mais dans laquelle l'intensité lumineuse varie de 4 500 à 5 000 lux.

Une série de résultats est résumée dans les tableaux IX et X. On voit que :

1° Sous lumière intense, le comportement des plantes est exactement celui observé à la lumière solaire directe, après repiquage sur terreau, en année favorable (voir Tableau IV). On remarque par exemple la stabilité de la phyllotaxie des épicotyles d'espèces comme *L. triphylla*, *L. supina* ou *L. chalepensis*. On remarque aussi la multiplication des hélices foliaires liée à une forte vigueur chez *L. bipartita* et *L. striata* (Pl. XXX, fig. 108). Les résultats observés en lumière faible pourront donc, par l'intermédiaire

* Cette intensité représente une limite pour la survie de la plupart des espèces. Seules *L. striata* et *L. dalmatica* ont pu croître pendant plusieurs semaines sous 900 lux environ.

Tableau IX.

Influence de l'intensité lumineuse sur la phyllotaxie des épicotyles de quelques espèces de Linaires.

Espèce étudiée.	Intensité lumineuse fournie (en lux).	Nombre total de plantes observées.	Nombre de plantes montrant au niveau du 2e verticille		
			4 à 6 hélices foliaires.	3 hélices foliaires.	2 hélices foliaires.
Linaria triphylla	4 500	80	0	1	79
	1 300	85	0	0	85
dalmatica	4 500	75	0	3	72
	1 300	106	0	0	106
chalepensis	4 500	56	0	0	56
	1 300	52	0	0	52
reticulata	4 500	84	0	13	71
	1 300	80	0	2	78
bipartita	4 500	85	7	69	9
	1 300	96	3	6	87
striata	4 500	84	33	28	23
	1 300	126	4	17	105
supina	4 500	106	80	30	0
	1 300	85	34	49	2
arvensis	4 500	85	80	5	0
	1 300	84	59	38	3
Broussonnetii	4 500	85	85	0	0
	1 300	80	32	0	48

de ces témoins, être comparés à ceux obtenus en plein air et décrits précédemment.

2° Sous 1 300 lux, la phyllotaxie des épicotyles est simplifiée dans tous les cas où une simplification est possible : l'influence du repiquage est notamment annulée chez *L. bipartita* et *L. striata*. Mais la variation la plus instructive est observée sur les espèces du groupe morphologique de *L. supina*. Nous avons insisté à maintes reprises sur la stabilité de leurs groupements foliaires, stabilité qui était comparable à celle qui caractérise *L. triphylla* ou *L. chalepensis* par exemple. Or, sur les plantes très faibles, rampantes, qui vivent près de trois mois en lumière faible, on note une proportion significative de tiges à feuilles opposées décussées ou à deux hélices foliaires disposées irrégulièrement (Pl. XXX, fig. 107). Elles sont donc comparables de ce point de vue aux épicotyles d'espèces appartenant à d'autres groupes morphologiques (*L. triphylla*, *L. bipartita*, *L. striata*, *L. reticulata*, *L. chalepensis*, *L. dalmatica*) (Pl. XXX, fig. 109 et 110).

Ce résultat renforce beaucoup l'unité morphologique du genre *Linaria*

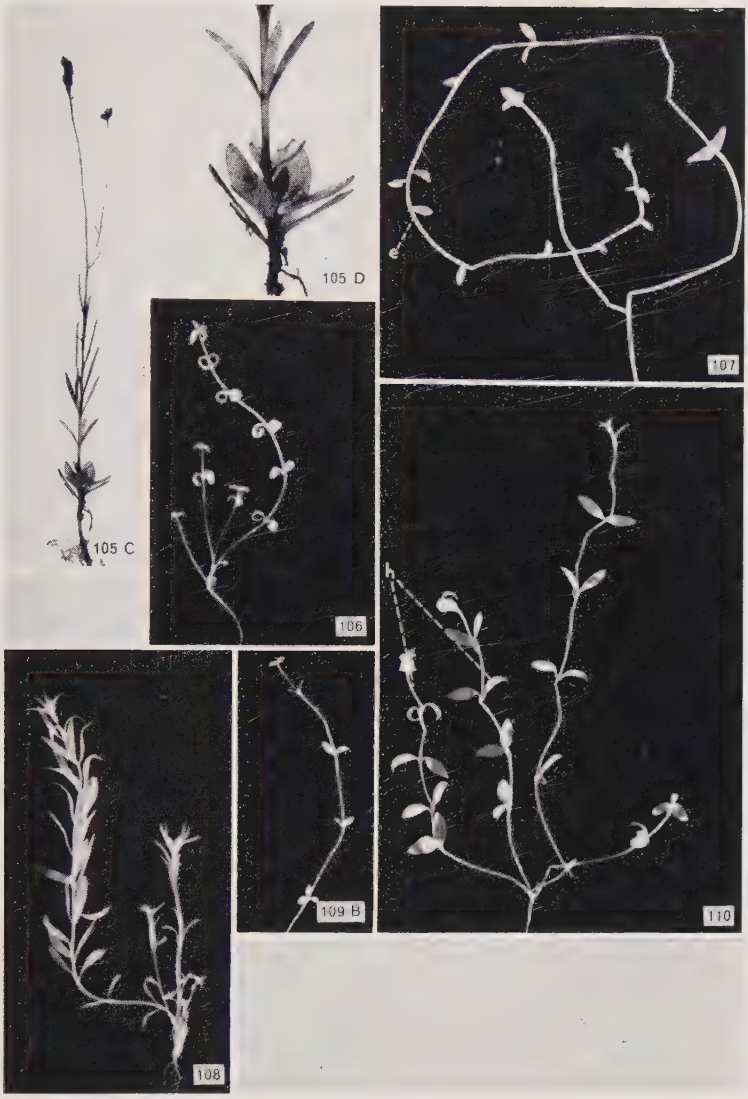


PLANCHE XXX.

FIG. 105, *C* et *D*. — *L. reticulata* Desf. : boutures de rameaux hypocotylaires non florifères. Les entre-nœuds séparant les verticilles déjà formés au moment du bouturage sont restés très courts, engendrant une rosette. Puis, sans transition, la hampe florale est apparue avec des feuilles longues et étroites.

FIG. 106. — *L. chalepensis (L)* Mill. : aspect d'une jeune plante cultivée en chambre climatisée sous 4 500 lux. Elle se réduit à un épicotyle et à quelques rameaux cotylédonaires non florifères. Noter la forte épinastie qui affecte tous les limbes adultes.

FIG 107. — *L. Broussonnetii* Nob. : plante cultivée durant deux mois en chambre climatisée, sous 1 300 lux. Les feuilles de l'épicotyle (*e*) sont groupées sur 2 hélices foliaires.

FIG. 108. — Jeune plante de *L. bipartita* Willd. cultivée sous 4 500 lux. On remarque l'apparition d'une troisième hélice de feuilles au quatrième nœud au-dessus des cotylédons.

FIG. 109 B. — Voir légende planche XXXI, p. 104.

FIG. 110. — *L. dalmatica* Mill. : plante cultivée sous 1 300 lux en chambre climatisée ; noter l'épicotyle grêle à feuilles opposées décussées et 2 rameaux hypocotylaires très semblables à lui (*h*) (2 hélices foliaires).

Tableau X.

Influence de l'intensité lumineuse sur la phyllotaxie des rameaux hypocotylaires de quelques espèces de Linaires.

Espèce étudiée.	Nombre * de pousses montrant sur le 3e verticille ** des feuilles groupées par									
	2		3		4		5		6	
	4 500 lux.	1 300 lux.	4 500 lux.	1 300 lux.	4 500 lux.	1 300 lux.	4 500 lux.	1 300 lux.	4 500 lux.	1 300 lux.
Linaria										
triphylla	6	25	94	75	0	0	0	0	0	0
dalmatica	57	55	43	45	0	0	0	0	0	0
chalepensis	7	41	93	59	0	0	0	0	0	0
reticulata	9	23	80	73	11	4	0	0	0	0
bipartita	9	87	38	13	53	0	0	0	0	0
striata	1	8	28	46	58	43	13	3	0	0
supina	1	11	6	12	71	72	21	5	1	0
Broussonnetii	0	8	0	15	50	63	47	11	3	3

* Les résultats sont exprimés en pourcentage. Le calcul est fait, dans tous les cas, sur un nombre d'observations compris entre 150 et 500.

** Tous les verticilles, jusqu'au 7e, ont été étudiés. Les variations observées sont faibles. C'est pour simplifier que nous citons seulement les chiffres obtenus pour le 3e verticille.

en montrant qu'il existe seulement des différences quantitatives entre les potentialités des divers groupes d'espèces.

3° Sous 1 300 lux, la phyllotaxie des rameaux hypocotylaires est également simplifiée, mais d'une façon plus uniforme (Tableau X). Remarquons seulement le grand nombre de tiges à deux hélices foliaires (Pl. XXX, fig. 107 et 110) : 25 p. 100 chez *L. triphylla*, 41 p. 100 chez *L. chalepensis*, 23 p. 100 chez *L. reticulata*, etc. Ce mode de groupement des feuilles est, nous le savons, très rarement observé sur ce type de pousses aussi bien en lumière solaire directe que sous 5 000 lux. Si on remarque d'autre part la grande différence de vigueur qui existe entre les plantes cultivées sous 1 300 lux et celles croissant sous 5 000 lux (Pl. XXX, fig. 107 et 108), il devient évident que la phyllotaxie complexe est, chez les Linaires, une manifestation habituelle de la vigueur. Le seuil devant être franchi pour l'apparition d'une troisième ou quatrième hélice varie seulement beaucoup selon les espèces.

— Chez *L. supina*, *L. Broussonnettii*, etc., il est si bas que tous les modes habituels de culture et toutes les conditions de croissance dans la nature réalisent les conditions nécessaires pour le surmonter. Il faut au contraire placer les plantes à la limite de la survie pour voir réapparaître deux hélices foliaires.

— Pour *L. striata* et *L. bipartita*, le seuil est rarement atteint lorsque

les plantes croissent spontanément dans la nature. Il faut augmenter légèrement la vigueur par repiquage sur terreau, ablation d'hypocotylaires, etc., pour le surmonter.

Sur les rameaux hypocotylaires, naturellement plus vigoureux que les épicotyles, les relations sont comparables, quoique quantitativement différentes, à celles qui existent sur une pousse de *L. supina*.

Ce qui est important, c'est moins une valeur absolue que le rapport entre les tendances naturelles à la multiplication des hélices foliaires (facteur génétique) et la vigueur relative des pousses (facteur pouvant être modifié par les conditions de culture, les ablations, etc.).

— Sur nombreuses autres Linaires (*L. triphylla*, *L. minor*, *L. dalmatica*, *L. chalepensis*) et sans doute sur de nombreuses autres plantes, la tendance à la multiplication des hélices est si faible que tous les efforts pour l'expliciter en augmentant expérimentalement la vigueur restent vains.

2° Facteurs héréditaires et multiplication des hélices foliaires chez les Linaires. — Nous venons de voir que l'intervention de tels facteurs doit obligatoirement être envisagée. Mais nous savons aussi qu'un hiatus assez considérable subsiste entre les tendances naturelles des espèces du groupe morphologique de *L. supina* et celles des espèces du groupe de *L. bipartita*. Ce hiatus nous semble le dernier obstacle à une claire démonstration de l'unité des tendances morphologiques dans le genre *Linaria*.

Or, il a pu être supprimé par l'observation de jeunes plantes, non repiquées, issues de souches variées de *L. striata*, de *L. purpurea* et de *L. vulgaris*.

1° Les diverses souches de *L. striata* se comportent toutes de façon semblable.

2° Au contraire, certaines variétés ornementales, vigoureuses, de *L. purpurea* montrent sans repiquage des multiplications d'hélices foliaires sur plus de 20 p. 100 des épicotyles.

3° Bien plus, nous avons cultivé pour la première fois en 1959 une variété de *L. vulgaris* (E. Kapp *, collecteur) en provenance des sables du Rhin, qui a fourni exactement le résultat attendu : sans repiquage, plus de 80 p. 100 des épicotyles présentent un verticille de trois ou quatre feuilles, soit immédiatement au-dessus des cotylédons, soit un peu plus haut (fig. 111, Pl. XXXI). Cette phyllotaxie se maintient ensuite sans changement jusque dans l'inflorescence. Comme les plantules restent longtemps très grêles, il y a donc bien multiplication des hélices foliaires sans augmentation de vigueur. Le fait est particulièrement apparent lorsqu'on compare ces plantules à celles de la variété commune qui ont multiplié leurs hélices foliaires après repiquage (voir fig. 111 et 112 B). De plus, ces tigelles à phyllotaxie complexe sont capables de fleurir sans repiquage, comme celles de *L. supina*. Nous avons pu le montrer en transportant, en juin, quelques

* Conservateur des herbiers à l'Institut Botanique de Strasbourg.

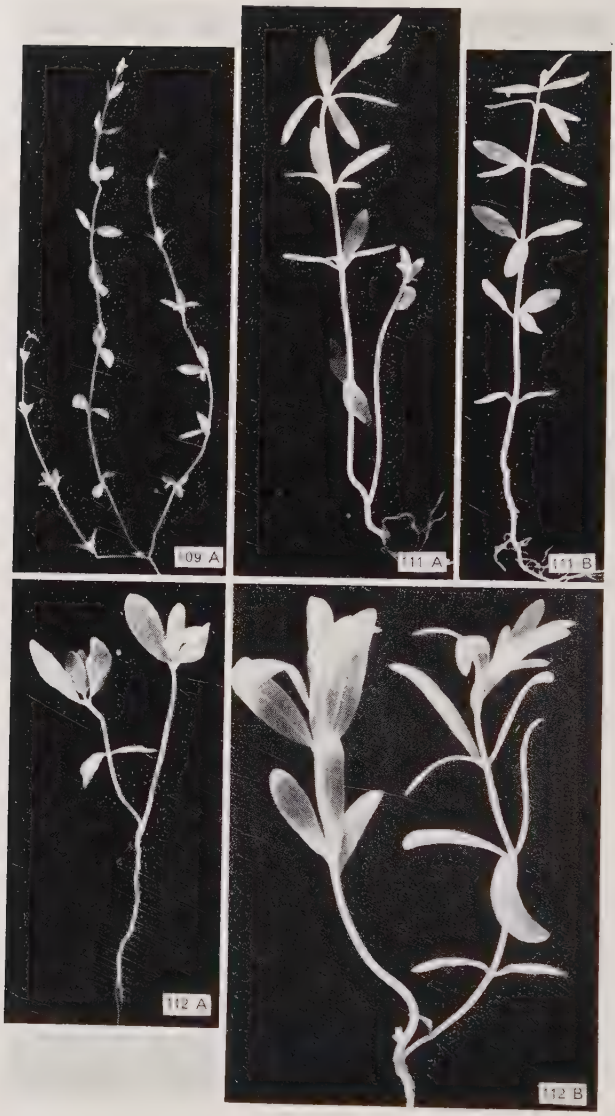


PLANCHE XXXI.

FIG. 109. — *L. striata* D. C. : *A* : plante cultivée sous 1 300 lux en chambre climatisée : épicotyle à 2 hélices foliaires, rameaux hypocotylaires à feuilles verticillées par trois ou quatre. *B* (Pl. XXX) : rameau hypocotylaire montrant le passage de 3 à 2 hélices foliaires comme si la plante s'affaiblissait au fur et à mesure que se poursuit sa croissance.

FIG. 111. — *L. vulgaris* Mill. : race sujette à la multiplication des hélices foliaires. Jeunes plantes non repiquées avec feuilles verticillées par trois ou quatre sur l'épicotyle, immédiatement au-dessus des cotylédons.

FIG. 112, *A* et *B*. *L. vulgaris* Mill. : jeunes plantes issues d'une race normale. *A* : plantule non repiquée conservant 2 hélices foliaires. *B* : plantule repiquée avec multiplication des hélices sur l'épicotyle. L'échelle est la même que celle de la figure 111.

pots dans une chambre climatisée sous 8 000 lux. Les premières fleurs sont apparues en septembre. Au jardin, il est au contraire rare que des plantes non repiquées de *L. vulgaris* puissent fleurir dès la première année, surtout si, comme c'était le cas en 1959, le semis est fait à la fin d'avril. Elles forment seulement un certain nombre de rameaux hypocotylaires rampants ou obliques qui demeurent en vie durant l'hiver. Ils sont remplacés au printemps suivant par de vigoureux bourgeons issus du collet et qui évoluent de suite en rameaux florifères.

Conclusion.

Les observations faites sur les boutures, sur les plantes cultivées en lumière artificielle faible, sur le comportement comparé de *L. striata*, de *L. purpurea* et de *L. vulgaris*, complètent et précisent les conclusions auxquelles nous ont conduite les expériences de repiquages suivis ou non d'ablations.

1° La floraison des épicotyles des espèces des groupes morphologiques de *L. bipartita* et *L. striata* est normalement inhibée par une influence émanant des rameaux hypocotylaires et, en leur absence, des centres de régénération situés sur l'hypocotyle. Cette influence n'est sans doute pas une inhibition de croissance de type habituel, car sa suppression ne provoque aucune augmentation notable de vigueur.

2° Dans ce même groupe, port dressé et surtout multiplication des hélices foliaires sont au contraire toujours liés à une augmentation généralisée de la vigueur des plantes. Ils ne proviennent que pour une faible part de corrélations d'inhibition entre bourgeons.

3° La phyllotaxie variable de l'ensemble des Linaires s'explique d'ailleurs par le jeu de deux facteurs antagonistes : une tendance naturelle, génétique, à la multiplication des centres générateurs et la vigueur. Plus la première est forte (*L. supina*), moins les plantes ont besoin d'être vigoureuses pour présenter un nombre élevé de feuilles par verticille. Elle est parfois si faible (*L. chalepensis*) que l'augmentation de vigueur indispensable est pratiquement impossible à réaliser. En général, cette tendance naturelle est plus grande sur les rameaux hypocotylaires que sur les épicotyles sauf, bien entendu, chez les *Chænorrhinum* et les espèces se comportant comme *L. hirta*.

4° Dans le groupe morphologique de *L. bipartita*, la forme foliaire est toujours le seul caractère morphologique indissolublement lié à la floraison. Si on veut étendre aux pousses hypocotylaires cette conclusion, on peut dire qu'elles tirent l'ensemble de leurs caractères à la fois de leur vigueur naturelle et de leur aptitude à la floraison.

5° Sur certains épicotyles, en plus des influences corrélatives, existent

des tendances fixées qui accentuent leurs caractères de tiges spécialisées. Leur intensité diffère selon les espèces.

Elles sont très faibles ou nulles chez *L. bipartita* et *L. striata* ; très fortes chez *L. chalepensis* ; intermédiaires chez *L. reticulata*. Cette variation d'intensité contribue à faire comprendre qu'un même traitement ait des effets quantitativement différents suivant les espèces. Elles ne jouent, de toute façon, qu'un rôle très peu important.

CHAPITRE II

CONCURRENCES ET CARACTÈRES ANATOMIQUES SPÉCIAUX DES LINAIRES

L'étude anatomique des bourgeons terminaux et axillaires de Linaires variées a montré quelques particularités qui, pour être pleinement comprises, demandent de nouvelles recherches :

— L'abondance des aisselles vides ;

— La fréquence d'un bourgeonnement épidermique avec ébauches très réduites ;

— Une uniformité des caractères anatomiques qui s'oppose à la diversité des caractères morphologiques que nous venons d'étudier.

— De plus, les nombreuses transitions qui existent entre une absence totale de méristèmes axillaires et la présence de gros bourgeons normalement constitués suggèrent qu'il pourrait s'agir d'une dominance apicale d'intensité variable ou d'une sensibilité variable à une même dominance apicale. C'est ce que nous chercherons à démontrer expérimentalement.

Nous poserons d'abord le problème des petits bourgeons épidermiques axillaires et celui des aisselles vides.

Nous nous demanderons enfin si une tendance naturelle à une intense activité épidermique n'est pas le caractère le plus marquant des Linaires et si cette tendance naturelle ne s'étend pas hors des limites du bourgeonnement normal, c'est-à-dire hors des aisselles et de l'hypocotyle.

Développement et signification des ébauches épidermiques axillaires et des aisselles vides.

Les ébauches épidermiques axillaires sont presque toutes de petite taille Sans liaison avec la stèle de l'axe qui les porte, elles ne font pas saillie à l'extérieur et ne peuvent donc être observées *in vivo*. Nous savons que c'est pour cette raison que la majorité des aisselles de Linaires paraissent vides après examen à la loupe. Il semble donc très difficile de chercher à influencer le devenir d'organes dont on ne peut révéler à coup sûr la présence.

Pour pallier cette difficulté, nous avons procédé de la manière suivante : toutes les espèces du sous-genre *Linariastrum* n'ont pas exactement la même tendance au bourgeonnement épidermique, bien que les structures anatomiques soient, dans tous les cas, comparables. Ainsi ces bourgeons

Tableau XI.

État des aisselles sur l'épicotyle de quelques espèces de Linaires.

Espèce étudiée.	Nombre d'aisselles étudiées.	Nombre d'aisselles vides.	Nombre de bourgeons d'origine	
			épidermique (petits bourgeons).	non uniquement épidermique.
L. chalepensis : 4e verticille	181	102	66	13
L. chalepensis : 1er verticille	50	40	2	8
L. bipartita : 1er et 2e verticilles	112	50	58	4
L. reticulata : 1er et 2e verticilles	96	56	22	18
L. supina : 1er verticille	92	42	46	4
L. supina : 2e à 4e verticille	108	24	76	8
L. striata : 2e et 3e verticilles	91	39	11	41
L. dalmatica * : 2e et 3e verticilles	50 63	12 12	9 8	29 43
L. triphylla : 1er et 2e verticilles	47	42	4	1

* La première série de chiffres résume le résultat obtenu en 1956, la seconde celui obtenu en 1958.

sont peu nombreux chez *L. chalepensis* et *L. triphylla*, plantes sur lesquelles les aisselles vides abondent ; ils sont, au contraire, très fréquents sur *L. supina* ou *L. amethystea*, notamment à la base de leurs épicotyles.

Le tableau XII montre d'ailleurs, pour un grand nombre d'aisselles, la répartition des structures observées, et ceci pour la plupart des espèces

prises comme type des divers groupes morphologiques. C'est ce résultat qui nous a conduite à expérimenter surtout :

— avec le deuxième verticille de l'épicotyle de *L. supina*, puisque c'est sur cette espèce et à ce niveau que la fréquence des petits bourgeons épidermiques est la plus grande ;

— avec le premier verticille de l'épicotyle de *L. chalepensis* puisqu'il présente une proportion très élevée d'aisselles vides.

Les plantules sont repiquées sur terreau, et, lorsque les épicotyles possèdent six à huit verticilles de feuilles, on les sépare en plusieurs groupes qui sont traités différemment.

1° Sur le premier, utilisé pour le contrôle anatomique, l'épicotyle est sectionné et le premier ou le deuxième nœud au-dessus des cotylédons isolé. Après coupes longitudinales en série et coloration, on sait ainsi quelle proportion de petits bourgeons épidermiques existe au départ.

2° Sur un second groupe comprenant quatre à cinq fois plus de plantes que le premier, on décapite l'épicotyle au-dessus du premier ou du deuxième verticille et on supprime en même temps tous les bourgeons hypocotylaires. Avec la pointe d'un scalpel on détruit même l'épiderme à l'aisselle des cotylédons et des feuilles autres que celle qui a été choisie pour l'observation. On n'épargne en somme qu'un seul bourgeon par plante. De plus toutes les régénérations sont soigneusement enlevées.

On suppose donc que le développement faible ou nul des ébauches axillaires est dû à une dominance de l'apex de l'épicotyle et des pousses hypocotylaires et même à des interactions entre bourgeons latéraux sur une même tige ou sur un même verticille. En supprimant toutes les concurrences possibles, on tente de provoquer :

— soit le développement d'ébauches correspondant à celles des témoins fixés;

— soit des néoformations à partir d'aisselles vides collenchymateuses.

Le contrôle est exercé de deux façons :

a. Par l'observation morphologique. On note, sur un grand nombre de plantes, si les bourgeons apparaissent et, dans l'affirmative, où, quand et comment ils se développent.

b. Par des études anatomiques. Pour cela, on fixe quelques aisselles tous les jours à partir de la mise en route de l'expérience et on les coupe en série. Malheureusement, comme les témoins ne montrent jamais plus de 80 p. 100 de bourgeons épidermiques ou d'aisselles vides, il est impossible de prétendre avoir réellement observé l'évolution d'un de ces bourgeons ou d'une de ces aisselles. C'est surtout de l'uniformité des structures observées que dépend la valeur des conclusions.

3° Pour compléter l'expérience deux autres séries de plantes, numériquement égales à la première, sont opérées.

— Sur l'une (série 3), le traitement est identique à celui subi par les Linaires du deuxième groupe, mais on laisse intactes les aisselles du deuxième (*L. supina*) ou du premier verticille (*L. chalepensis*). On permet donc aux interactions entre les ébauches les plus proches du point de décapitation de se manifester.

— Sur l'autre (série 4), l'épicotyle est décapité, mais conserve tous ses bourgeons axillaires. De plus, les pousses hypocotylaires ne sont pas supprimées. On peut donc vérifier s'ils exercent réellement une influence sur le développement des bourgeons libérés par la décapitation (Pl. XXXII, fig. 113).

Sur ces séries, seules les observations morphologiques ont été faites.

Cette expérience a été répétée plusieurs fois en 1957 et 1958, tant à la lumière solaire directe qu'en chambres conditionnées sous lumière artificielle intense. Les résultats ont toujours concordé.

1° Observations morphologiques. — 1° Sur les plantes de la série 4, c'est-à-dire en présence des rameaux hypocotylaires en croissance, le nombre de bourgeons développés sur le deuxième verticille est très faible. La plupart du temps aucun changement morphologique n'est décelable et les aisselles restent apparemment vides aussi bien sur *L. supina* que sur *L. chalepensis* (Pl. XXXII, fig. 113).

2° Dans la série 3, il est rare d'observer l'apparition d'un bourgeon à l'aisselle de chacune des deux ou quatre feuilles supérieures d'une plante décapitée. Mais, sur chaque tige, il s'en développe au moins un. D'une façon générale, tous ceux qui deviennent visibles poursuivent leur croissance, fleurissent et fructifient.

3° Presque toutes les aisselles apparemment vides isolées du deuxième groupe de plantes présentent au contraire un bourgeon. Il apparaît, à la loupe, au bout de cinq à dix jours et régénère un axe de remplacement parfaitement normal.

On peut donc conclure que :

1° Toutes les ébauches épidermiques indifférenciées se sont développées en tiges feuillées. Elles correspondaient donc bien à de jeunes primordiums de bourgeons. On pouvait d'ailleurs le prévoir, étant donné l'identité de leur structure avec celle des premiers stades de l'ontogenèse des rameaux hypocotylaires.

2° Comme toutes les aisselles peuvent engendrer un bourgeon, il est certain que les aisselles vides sont le siège d'une dédifférenciation et d'une organogenèse.

3° Les ébauches épidermiques, même minuscules, sont inhibées par des influences multiples, exactement comme des bourgeons normaux. Il y a d'abord dominance de l'apex épicotylaire, car, sans son ablation, aucune évolution axillaire n'est possible. Il y a aussi une inhibition émanant des

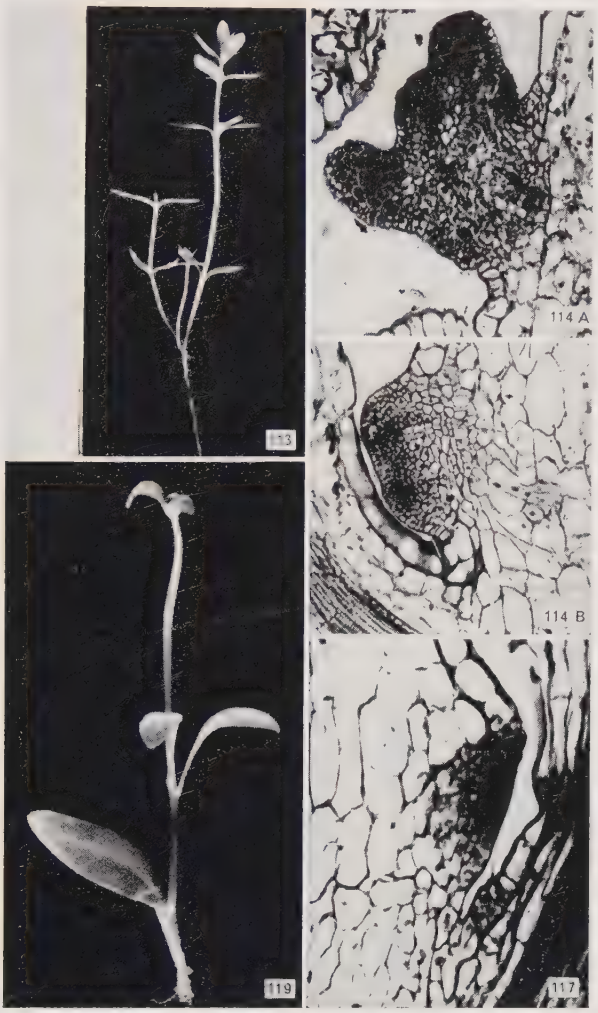


PLANCHE XXXII.

FIG. 113. — *L. triphylla* L. : plante dont l'épicotyle a été décapité au-dessus de la première paire de feuilles, mais dont les rameaux hypocotylaires ont été épargnés.

La photographie est prise trois semaines après l'opération. Aucun bourgeon ne se développe sur l'épicotyle.

FIG. 114. — *L. supina* Desf. : *A* : gros bourgeon d'origine épidermique provenant de l'évolution d'une ébauche très petite, invisible de l'extérieur (aisselle apparemment vide) ou de la dédifférenciation d'une aisselle vide. (Voir texte.) Comparer avec la figure 78.

B : bourgeon d'origine épidermique plus petit que le précédent et provenant aussi d'une aisselle apparemment vide au début de l'expérience.

FIG. 117. — *L. dalmatica* Mill. : aisselle d'une plante cultivée sous un éclairage artificiel de 1 500 lux (voir *Morphologie*, p. 101). Deux ébauches de bourgeons sont visibles : l'une, axillaire, purement épidermique, est sur la feuille ; l'autre, à laquelle 2 assises de cellules au moins participent, est sur la tige.

FIG. 119. — Bouture d'une feuille de *L. littoralis* ayant engendré un bourgeon au point de jonction du pétiole et du limbe.

rameaux hypocotylaires, puisqu'en leur présence les aisselles de l'épicotyle décapité restent vides. Il y a même interaction entre les cellules méristématiques axillaires des diverses feuilles d'une même pousse ou d'un même verticille, puisque de nombreuses aisselles restent également vides tant que, sur une plante, subsiste plus d'un centre de régénération.

Les corrélations interviennent donc à la fois dans la morphologie générale des plantes en modifiant les tendances de certaines pousses bien développées (mise à fleurs des épicotyles sur les plantes repiquées par exemple) et dans le détail des structures en inhibant précocement les ramifications axillaires.

On peut même penser que cette inhibition est particulièrement facile, car les bourgeons d'origine plus profonde ne sont jamais bloqués aussi complètement et aussi précocement (voir Pl. XIII, fig. 43, et fig. 44 A).

2° Observations anatomiques. — Elles complètent parfaitement les précédentes.

1° Ce sont bien les ébauches épidermiques préformées qui ont engendré les axes de remplacement. On n'observe en effet, sur les coupes, aucun cloisonnement résiduel à côté des gros bourgeons en croissance.

2° Il est très souvent possible de prouver que ces gros bourgeons sont d'origine purement épidermique (Pl. XXXII, fig. 114). La similitude d'aspect avec le stade correspondant du développement d'un bourgeon hypocotylaire (Pl. IX, fig. 31) ou d'un axillaire normal (Pl. XXII, fig. 78) est totale. Les limites de l'épiderme de la tige sont encore parfaitement définies et seul un petit nombre de cellules superficielles s'est recloisonné en tous sens. L'assise sous-épidermique et les tissus plus profonds de l'écorce se sont aussi divisés, mais uniquement dans le sens anticlinal, et les cellules filles ne participent pas à l'édification de l'ébauche en saillie. Elles constituent seulement le raccord procambial du bourgeon avec la stèle de l'axe. Comme sur l'hypocotyle, la progression de ce raccord est nettement centripète.

3° Sur les aisselles fixées dans les premiers jours qui ont suivi le début de l'expérience, de nombreux stades intermédiaires ont été observés. Ils correspondent en tous points aux structures de gros bourgeons décrites p. 62 (Pl. XXXII, fig. 114 A et B).

On peut donc affirmer que les ébauches épidermiques des témoins, quelle que soit leur taille, ont les mêmes potentialités. Elles sont seulement inhibées à un stade plus ou moins tardif de leur développement.

4° Les aisselles vides de *L. chalepensis* sont des bourgeons épidermiques en puissance : des cloisonnements apparaissent dans une ou deux cellules épidermiques, situées exactement à la place où on attend une initiation axillaire superficielle, c'est-à-dire sur la tige, près de l'insertion de la face adaxiale du pétiole (fig. 115).

Les divisions se poursuivent rapidement en même temps que la différenciation.

Dans ce cas encore, lorsque les coupes sont parfaitement longitudinales, on ne peut douter de l'origine purement épidermique du bourgeon quel que soit le stade de son développement. Les cellules de l'écorce assurent seulement, par leur recloisonnement, le raccord entre les éléments conducteurs de la jeune ramification et ceux de l'axe qui les porte. La similitude d'aspect avec le développement d'un jeune rameau hypocotylaire est toujours très frappante.

5° On peut considérer donc une aisselle vide comme un cas limite d'inhibition corrélative. Nous savons déjà qu'une ébauche peut être bloquée à un stade quelconque de son développement ; nous voyons maintenant qu'elle peut l'être avant toute manifestation morphologique de sa présence. Une telle observation a déjà été faite par Gregory et Veale (83) sur *Linum usitatissimum*, espèce qui possède aussi un bourgeonnement hypocotylaire.

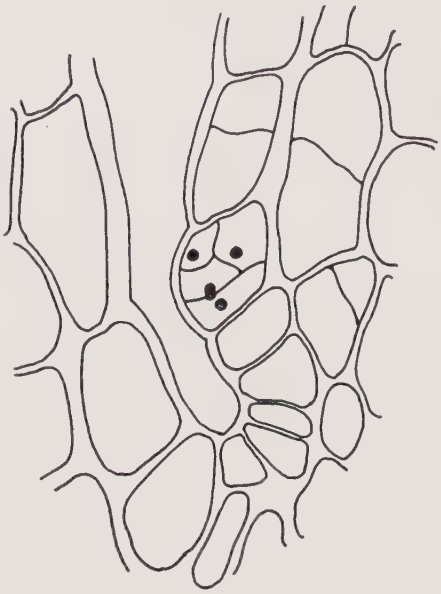


Fig. 115. — *L. chalepensis* Mill. : très jeune bourgeon épidermique issu de la dédifférenciation d'une aisselle vide. La fixation a été faite douze jours après le début de l'expérience (voir texte). On ne peut donc être en présence d'une ébauche préformée. Une telle ébauche aurait, en effet, évolué beaucoup plus vite après la suppression de toutes les sources d'inhibition.

6° Ces résultats mettent enfin particulièrement bien en évidence le rôle joué par l'épiderme dans la genèse des bourgeons chez les Linaires du sous-genre *Linariastrum*. Les aisselles vides étant des ébauches épidermiques en puissance, on peut ajouter leur nombre à celui des axillaires épidermiques déjà présents. En se référant aux chiffres du tableau XI, on obtient ainsi pour une série d'environ 50 aisselles observées (première et deuxième paires ou verticilles) 46 bourgeons superficiels chez *L. triphylla*, 42 chez *L. chalepensis*, 39 chez *L. reticulata*, 48 chez *L. bipartita* et chez *L. supina*. Seules les *L. striata* et *dalmatica* font exception avec respectivement 58 et 36 p. 100. Mais on sait que, sur ces espèces, particulièrement sur la première, les initiations sous-épidermiques sont de beaucoup les plus nombreuses (voir p. 55).

Ces chiffres sont tirés de l'étude des épicotyles, mais, comme il n'y a aucune différence essentielle entre les méristèmes axillaires de ces épicotyles et ceux de la région préflorale des rameaux hypocotylaires, on peut leur attribuer une portée générale.

3° Expériences complémentaires. — A. Origine des bourgeons et corrélations d'inhibition entre les diverses pousses d'une plante. — Nous venons de montrer que la présence de rameaux hypocotylaires en croissance inhibe la dédifférenciation des aisselles vides et la croissance des petites ébauches épidermiques sur des épicotyles décapités. Nous savons aussi que les espèces sans rameaux hypocotylaires possèdent souvent les tigelles les plus ramifiées (*L. hirta*, Pl. III, fig. 9 ; *L. Broussonnetii*, Pl. V, fig. 16, et naturellement *L. minor*). On peut donc penser que :

— l'ontogenèse si tardive et si spéciale des bourgeons axillaires des Linaires,

— et leur inhibition précoce proviennent d'une influence inhibitrice émanant des pousses de l'hypocotyle.

Aussi avons-nous, sur des plantes repiquées de *L. bipartita* et *L. supina*, pratiqué l'ablation précoce et répétée de ces bourgeons et avons-nous fixé, à intervalles réguliers, du jour du repiquage à celui de l'apparition des premiers boutons floraux, des bourgeons terminaux et des aisselles de feuilles adultes. Tous les échantillons ont été inclus, coupés longitudinalement en série et colorés.

Aucune modification importante n'a pu être décelée ni dans l'ontogenèse ni dans la croissance des ébauches.

1° Non seulement aucun mode nouveau d'initiation n'a été observé, mais la proportion d'aisselles vides, d'ébauches épidermiques et de gros bourgeons est restée comparable à celle du tableau XI.

Comme les épicotyles de *L. bipartita* fleurissent, nous avons seulement retrouvé les deux ou trois axillaires d'origine profonde qui précèdent toujours l'apparition de la première fleur. Ce résultat sera discuté dans le paragraphe suivant.

Mais à cette exception près, le fonctionnement de l'apex ne dépend pas de la présence ou de l'absence de rameaux hypocotylaires.

On peut mettre en parallèle ce résultat négatif et l'influence très faible qu'ont eue les ablations sur le comportement morphologique des épicotyles (voir p. 84). Il n'est pas impossible que le centre de dédifférenciation et de régénération qui persiste sur les hypocotyles soit responsable de cette absence d'effet. Mais il est très difficile de le prouver. L'isolement des épicotyles par bouturage provoque des perturbations trop différentes pour permettre une comparaison valable. Nous avons d'ailleurs fixé des aisselles et des points végétatifs sur des boutures sans rien observer d'important.

Vraisemblablement, ce ne sont donc pas des corrélations entre rameaux qui sont la cause des particularités anatomiques des Linaires. Il s'agit sans doute d'une tendance moins labile, déjà profondément ancrée dans l'hérédité du sous-genre. Cette stabilité peut être comparée à l'uniformité des structures observées sur l'ensemble des espèces étudiées. Il n'y a pas des « types anatomiques » comme il y a des « types morphologiques » ;

d'où l'idée que les caractères anatomiques sont plus anciens, plus stables, qu'ils sont réellement fixés et que les variations de forme, plus récentes, sont venues diversifier cet ensemble homogène. Rappelons d'ailleurs que nous avons pu retrouver une nette unité sous cette apparente diversité morphologique.

2° Il est tentant d'établir une nette distinction entre mode d'initiation et croissance des bourgeons. On peut dire que, si les corrélations avec les régénérations hypocotylaires sont sans effet sur l'ontogenèse des axillaires, elles interviennent dans leur croissance puisque la décapitation d'un épicotyle n'est suivie d'effet que si les bourgeons hypocotylaires sont également supprimés.

Mais cette influence est beaucoup plus faible qu'on pourrait le penser : dans les expériences d'ablation, les rameaux axillaires bien développés restent rares (voir Pl. XXVI, fig. 97 A-B, et Pl. XXVII, fig. 99 A-B). Sur les coupes en série, au microscope, ils ne sont pas sensiblement plus gros que sur des témoins ayant conservé leurs pousses hypocotylaires.

Dans ce cas encore, on peut penser à une inhibition émanant du centre de régénération hypocotylaire, mais il est difficile d'en apporter la preuve. En effet, nous l'avons déjà noté, l'apex de l'épicotyle est capable, à lui seul, de bloquer le développement des bourgeons latéraux, d'autant plus facilement et plus totalement que leur origine est plus superficielle.

B. Origines des bourgeons et vigueur générale des plantes. — Chez certaines espèces (*L. bipartita*, *L. striata*), nous savons que port et phyllotaxie sont modifiés beaucoup plus facilement par un repiquage augmentant la vigueur générale des plantes que par l'ablation des organes supposés dominants. Nous savons aussi que la culture sous lumière artificielle très faible fait apparaître des caractères morphologiques nouveaux sur de nombreuses autres espèces (voir p. 99).

On pouvait donc supposer l'existence d'une influence analogue de la vigueur sur l'ontogenèse des bourgeons axillaires. Aussi avons-nous comparé leur structure et leur mode d'initiation sur les épicotyles de *L. supina*, *L. bipartita*, *L. striata* et *L. dalmatica* sur des plantes :

— repiquées en pots, sur terreau, au jardin botanique de Clermont (juin 1957) ;

— repiquées de même sous lumière artificielle intense en chambres climatisées (5 000 lux) ;

— croissant avec ou sans repiquage sous lumière artificielle très faible (1 500 lux) en chambres climatisées.

Les résultats ont été les suivants :

1° Nous n'avons observé aucune différence importante entre les plantes cultivées à la lumière solaire directe et celles croissant sous 5 000 lux. Si l'on se souvient que, morphologiquement, les plantes étaient également semblables, on doit considérer ce fait comme normal.

2° Quelques particularités ont été au contraire décelées sous 1 500 lux, principalement sur *L. striata* et *L. dalmatica*. Ce sont :

— l'apparition d'aisselles vides plus nombreuses et une augmentation

Fig. 116.

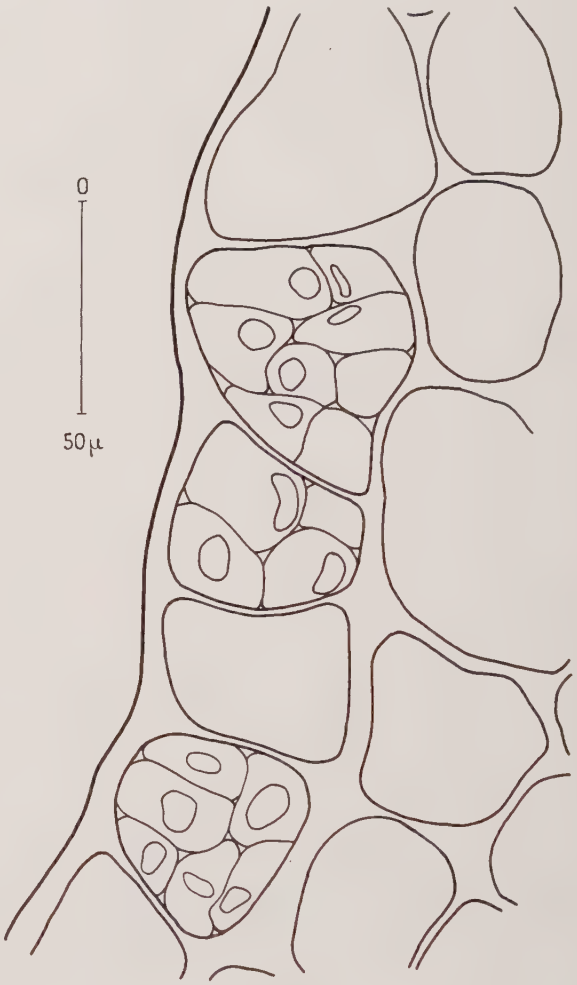


Fig. 118.

Fig. 116. — *L. striata* D. C. : aisselle d'une plante cultivée sous un éclairage artificiel de 1 500 lux (voir *Morphologie*, p. 104). On remarque sur la tige, à une assez grande distance de l'aisselle, une cellule épidermique recloisonnée (Cl).

Fig. 118. — *L. bipartita* Willd. : cellules épidermiques recloisonnées sur un limbe, à 3 mm environ de l'aisselle. Plante cultivée sous éclairage artificiel intense (6 000 lux).

du nombre des très petits bourgeons épidermiques. En conséquence, la proportion des ébauches d'origine mixte est plus faible ;

— la présence, dans certaines cellules de l'épiderme assez éloignées des aisselles, soit (fig. 116) sur la tige, soit sur le limbe, de cloisonnements que

nous n'avions jamais observés jusqu'alors, à une seule exception près (fig. 118).

Ces mitoses extra-axillaires, toujours en nombre réduit, existent seulement en l'absence de tout bourgeon bien développé, c'est-à-dire lorsque l'aisselle est entièrement vide ou qu'elle contient une ébauche très réduite.

Ce dernier fait nous permet de conclure que :

1° L'activité épidermique et peut-être la possibilité d'une caulogenèse à partir de cette assise ne sont pas limitées aux hypocotyles et aux aisselles. D'où l'idée qu'on peut vraisemblablement obtenir des bourgeons sur des boutures d'organes ou de fragments d'organes isolés.

2° Il n'y a aucune différence fondamentale entre *L. dalmatica*, *L. striata* et les autres Linaires en ce qui concerne le mode d'initiation des bourgeons puisque, sur ces deux espèces, un éclairage faible diminue la proportion d'exceptions à la règle d'ontogenèse épidermique habituelle.

On retrouve une fois encore l'uniformité des caractères anatomiques du genre *Linaria*, avec seulement des différences quantitatives, des tendances spécifiques plus ou moins marquées.

Importance et signification de l'activité épidermique chez les Linaires.

L'hypothèse d'une importance très particulière de l'épiderme dans la morphogenèse des Linaires s'est imposée à nous après de multiples observations : les bourgeons hypocotylaires et axillaires naissent chez toutes les espèces aux dépens de cette seule assise. Mais leur localisation, assez stricte, n'implique pas que l'ensemble des cellules épidermiques jouisse des mêmes propriétés. Au contraire, cette idée est suggérée par d'autres faits, plus exceptionnels d'ailleurs : vastes plages épidermiques recloisonnées s'étendant sur la tige assez loin des aisselles (Pl. XIX, fig. 65) ; bourgeons superposés qui peuvent se développer sur ces plages (Pl. XXXII, fig. 117) ; mitoses plus nettement extra-axillaires encore de *L. striata* ou *L. dalmatica* cultivées sous éclairage artificiel faible (fig. 116). Enfin, nous avons rencontré quelquefois des cellules nettement recloisonnées sur des limbes de *L. bipartita* et *L. reticulata* cultivées sous une lumière artificielle intense (fig. 118) : leur disposition rappelle fortement les premiers stades du bourgeonnement sur des boutures de feuilles isolées de diverses dicotylédones [Bégonia, par exemple ; Prévot (140) fig. 150].

Le fait même que ces évolutions soient accidentelles, qu'elles aient été observées et prises en considération uniquement parce que des centaines d'aisselles ont été fixées et coupées en séries, est intéressant à considérer : il suggère que, si certaines cellules épidermiques évoluent habituellement seules, en des points bien définis, c'est parce qu'un système de strictes corrélations, des gradients d'activité mitotique ou organogénétique l'imposent ainsi. Mais, si, pour des raisons qui nous échappent, ces corrélations ou ces gradients sont amoindris ou abolis, d'autres évolutions se

produisent, toujours aux dépens de l'épiderme, mais en d'autres endroits. De plus, elles aboutissent rarement à un bourgeon bien défini.

Ce sont surtout des images comme celle de la figure 118 qui nous conduisent à cette hypothèse et nous imposent le devoir de chercher à la vérifier.

1° Comportement de boutures de limbes et d'entre-nœuds isolés. — Nous avons cherché à bouturer des organes isolés (limbes, portion médiane des entre-nœuds) qui, sur des plantes intactes, ne portent jamais de bourgeons. S'ils deviennent capables d'en former après avoir été séparés du reste de la plante et si l'initiation des ébauches est épidermique, ce sera une preuve de la grande extension des potentialités organogénétiques de cette assise.

Les expériences ont été réalisées en 1958 et 1959 en chambres lumineuses climatisées (6 000 lux, seize heures d'éclairage par cycle de vingt-quatre heures, température de 21° ± 1), dans des boîtes en matière plastique transparente.

Les limbes ou les segments de tiges, sectionnés à 2 mm environ du nœud, sont légèrement enfoncés par leur extrémité distale dans du sable ou de la vermiculite humides disposés au préalable au fond des récipients sur une épaisseur de 3 cm environ. Les couvercles restent le plus souvent légèrement entrouverts de façon à éviter une saturation de l'atmosphère favorable au développement des moisissures. Un peu d'eau est ajoutée chaque jour pour compenser l'évaporation. Des essais ont été réalisés à plusieurs reprises avec *L. triphylla*, *L. supina*, *L. bipartita*, *L. striata*, *L. vulgaris*, *L. dalmatica*, *L. purpurea* et également avec *L. littoralis*, *L. cymbalaria* et *L. elatine*. Sur le premier groupe d'espèces, les boutures sont prélevées aussi bien sur l'épicotyle que sur les rameaux hypocotylaires.

Les résultats (tableau XII), bien que très nets, pourraient certainement être améliorés encore en perfectionnant la méthode de culture.

On remarque que :

1° Toutes les espèces, sauf *L. elatine*, forment des bourgeons sur feuilles ou segments de tiges isolés. Cependant, les néoformations sont toujours plus nombreuses sur les feuilles.

2° La proportion de bourgeons est toujours plus faible que celle des racines. L'enracinement des boutures se fait en effet très facilement et dans près de 100 p. 100 des cas. L'idée classique que l'induction d'une pousse feuillée est plus difficile que celle d'une racine est donc vérifiée ici.

3° Les espèces vivaces (*L. vulgaris*, *L. striata*, *L. purpurea*) sont de beaucoup celles qui bourgeonnent le plus facilement, peut-être parce que leurs organes plus lignifiés restent plus longtemps en parfaite santé (fig. 122 à 127).

4° Dans le sous-genre *Linariastrum*, les feuilles munies d'un court

TABLEAU XII.

NÉOFORMATION DE BOURGEONS SUR LES BOUTURES DE LIMBES OU D'ENTRE-NŒUDS DE QUELQUES ESPÈCES DE LINAIRES.

ESPÈCE ÉTUDIÉE.	ORGANE bouturé.	NOMBRE de boutures réalisées.	NOMBRE de boutures enracinées.	NOMBRE de bourgeons observés.
L. striata	Limbe.	250	226	56
	E. N. *	50	43	13
L. vulgaris	Limbe.	250	241	74
	E. N.	50	48	19
	Limbe.	150	117	27
L. bipartita	Limbe.	150	139	21
	E. N.	50	46	9
L. reticulata	Limbe.	150	141	14
	E. N.	50	50	7
L. triphylla	Limbe.	150	121	7
	E. N.	50	38	6
L. dalmatica	Limbe.	150	133	10
L. supina	Limbe.	100	93	7
L. littoralis	Limbe.	250	247	9
L. cymbalaria	Limbe.	250	236	5
L. elatine	Limbe.	150	145	0

* E. N. = entre-nœud.
Expérience réalisée entre mars 1958 et octobre 1959.

pétiole (*L. striata*, *L. bipartita*) donnent de meilleurs résultats que celles qui en sont dépourvues (*L. dalmatica* à limbes embrassants).

5° Sur *L. littoralis* (Pl. XXXII, fig. 119), le nombre de bourgeons formés est inférieur à celui observé sur la majorité des espèces du sous-genre *Linariastrum*. La différence est encore plus grande si on compare *L. cymbalaria* (Pl. XXXIII, fig. 120). Enfin, les feuilles de *L. elatine* peuvent rester en vie pendant plus de six mois, présenter de nombreuses racines, une forte hypertrophie des pétioles provoquée par des divisions cellulaires, sans jamais engendrer une seule tige feuillée (Pl. XXXIII, fig. 121).

Le bourgeonnement sur organes isolés caractérise donc surtout le sous-genre *Linariastrum*. Il fait à peu près défaut dans le reste du genre. Or ce sont également les espèces comme *L. cymbalaria*, *L. elatine* ou *L. minor* qui sont les moins spécialisées morphologiquement. Ce sont celles qui ne possèdent ni bourgeons épidermiques d'ordre I, ni aisselles vides. On peut donc envisager un lien entre ces deux particularités anatomiques et l'aptitude de l'épiderme dans son ensemble à engendrer des bourgeons adventifs.

PLANCHE XXXIII.

FIG. 120. — Bouture d'une feuille de *L. cymbalaria* ayant engendré un bourgeon à la base du pétiole.

FIG. 121. — Bouture d'une feuille de *L. elatine* en culture depuis près de six mois (juin 1959 à novembre 1959). Aucun bourgeon ne s'est formé. On remarque l'importante croissance en épaisseur du pétiole.

FIG. 122. — *L. striata* D. C. : boutures d'entre-nœuds avant la naissance des bourgeons. On remarque les cals formés à l'extrémité radiculaire.

FIG. 123. — *L. striata* D. C. : bouture plus âgée que celle de la figure 122. Elle a engendré un bourgeon et une racine sur un cal à peine marqué.

FIG. 124. — *L. bipartita* Willd. : bouture d'une feuille de l'épicotyle avec cal pétiolaire, racines et bourgeon.

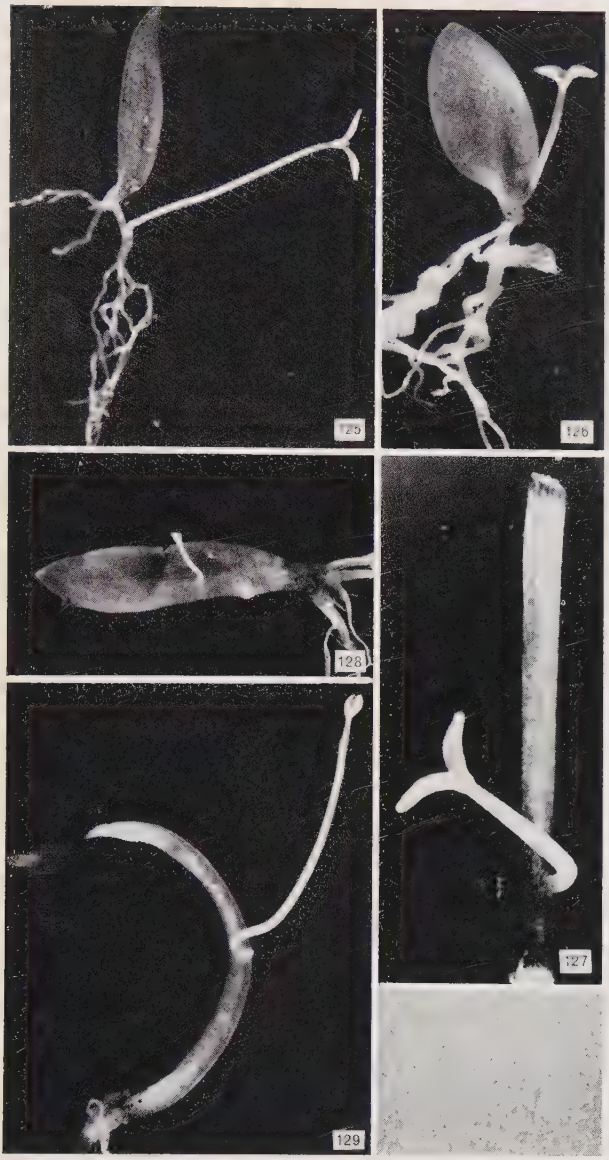


PLANCHE XXXIV.

FIG. 125. — *L. striata* D. C. : bouture d'une feuille de l'épicotyle avec apparition d'un bourgeon sur la plus grosse racine issue du pétiole.

FIG. 126. — *L. striata* D. C. : bouture d'une feuille d'épicotyle ayant engendré racines et bourgeon sur la base du pétiole.

FIG. 127. — *L. striata* D. C. : bouture d'entre-nœud ayant engendré un bourgeon très loin de l'extrémité radiculaire.

FIG. 128. — *L. bipartita* Willd. : bouture de feuille après trois mois de culture (remarquer l'important système radiculaire) ayant engendré un bourgeon sur le limbe au voisinage de la nervure médiane.

FIG. 129. — *L. vulgaris* Mill. : exemple de bourgeon développé sur la partie médiane d'un limbe de pousse radiculaire.

Le détail de cette initiation est d'ailleurs le suivant :

1° Deux semaines environ après le début de l'expérience, les racines apparaissent (1 à 5 sur les feuilles, 1 ou 2 sur les tiges) toujours localisées au niveau de la section. La croissance d'un cal volumineux peut ou non les précéder (fig. 122 à 126). Puis, pendant deux, quatre et parfois six semaines, aucune évolution nouvelle n'est observée, si ce n'est, mais chez *L. cymbalaria* seulement, une forte augmentation de la surface des limbes, et, partout, une forte croissance en longueur des racines qui se ramifient et envahissent le milieu de culture. Les bourgeons naissent alors ; mais ils n'apparaissent pas sur toutes les boutures à la fois. Au contraire, dans une même expérience, les néoformations se poursuivent pendant au moins deux mois. Le plus souvent, elles sont localisées près des sections, donc près des racines, et prennent naissance aux dépens soit du cal, soit de tissus n'ayant jamais proliféré auparavant (fig. 123, 124, 126). Parfois aussi, elles sont insérées sur les racines elles-mêmes, sur le limbe ou sur la partie médiane de l'entre-nœud (fig. 125, 127, 128, 129). Il y a, dans la majorité des cas, une ou deux ébauches par boutures. Elles croissent rapidement sans que la feuille ou le segment de tige en soit affectés.

Nous avons repiqué sur terreau certaines de ces jeunes plantes : elles ont toujours fleuri et fructifié.

Il est enfin intéressant de signaler qu'elles possèdent souvent, dès le premier verticille, trois hélices foliaires chez *L. bipartita*, *L. striata*, *purpurea* ou *L. vulgaris* ; leur phyllotaxie est donc celle d'un jeune rameau hypocotylaire ou axillaire et non celle d'un épicotyle.

2° L'essentiel était évidemment de définir le mode d'initiation de ces bourgeons. Pour ce faire, sur d'importantes séries de boutures réalisées spécialement à cet effet, nous avons fixé, à l'alcool acétique, quatre à six échantillons tous les trois jours, et ceci pendant quatre semaines environ. Ils étaient ensuite coupés en séries, longitudinalement ou transversalement. Pour augmenter nos chances de succès, nous avons travaillé uniquement avec des feuilles de *L. vulgaris* et *L. striata* et prélevé seulement les 3 à 5 mm les plus proches du point de section, les racines étant aussi coupées près de leur base.

Bien des séries ne présentent aucune activité épidermique spéciale, mais, sur beaucoup d'autres, de jeunes bourgeons ont pu être observés à divers stades de leur développement. Ils sont toujours épidermiques (ou superficiels sur les cals) et se distinguent facilement des ébauches de racines beaucoup plus profondes (Pl. XXXV, fig. 130 A et B, 132). Les premiers stades sont les plus caractéristiques et rappellent tout à fait les cloisonnements observés incidemment sur les limbes de *L. bipartita* (Pl. XXXV, fig. 133). De telles images sont communes au voisinage d'un bourgeon déjà bien développé (Pl. XXXV, fig. 133). On peut penser que ce dernier inhibe une différenciation plus poussée. On ne peut, en tous cas, douter que toute division épidermique soit en réalité le début

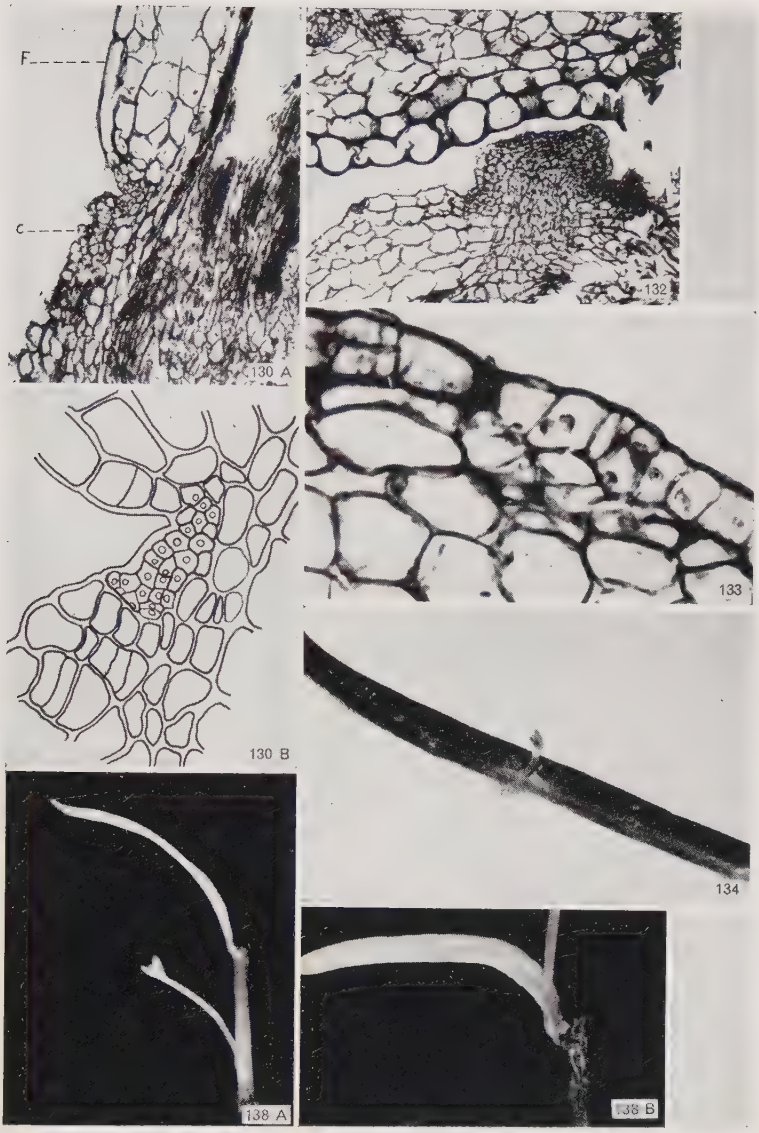


PLANCHE XXXV.

FIG. 130. — *L. bipartita* Willd. : *A* : ébauche de bourgeon sur une bouture de feuille. Elle est localisée au point de contact entre les tissus de la feuille (F) et ceux du cal (C).

B : détail de ce bourgeon montrant son origine superficielle.

FIG. 132. — *L. striata* D. C. : bourgeon en développement sur une racine issue d'une bouture de feuille (voir fig. 125). On remarque son origine superficielle et les cloisonnements orientés qui uniront son système conducteur à la stèle radiculaire.

FIG. 133. — *L. striata* D. C. : cloisonnements épidermiques pouvant engendrer un bourgeon sur un pétiole foliaire. Au voisinage, se trouve un gros bourgeon en croissance rapide.

FIG. 134. — *L. striata* D. C. : bouture d'un nœud d'épicotyle. Un bourgeon est apparu très tardivement (2 mois 1/2 après la mise en terre), très loin des aisselles, à la surface d'un limbe.

FIG. 138. — *L. striata* D. C. : boutures de nœuds. Les axillaires normaux ont été détruits ; de plus, les cellules de l'aisselle près des blessures sont mortes. On observe, en conséquence, le développement d'un bourgeon néoformé beaucoup plus bas sur la tige (*A*) ou près de la face inférieure du pétiole (*B*).

de l'initiation d'un bourgeon, car, une fois encore, toutes les transitions existent entre mitoses isolées et ébauches bien caractérisées. De plus, l'ablation d'un grand bourgeon en croissance fait en quelques jours apparaître plusieurs petites tiges, sans doute par évolution des minuscules ébauches situées près de sa base.

En conséquence, il nous semble logique d'admettre que les plus simples

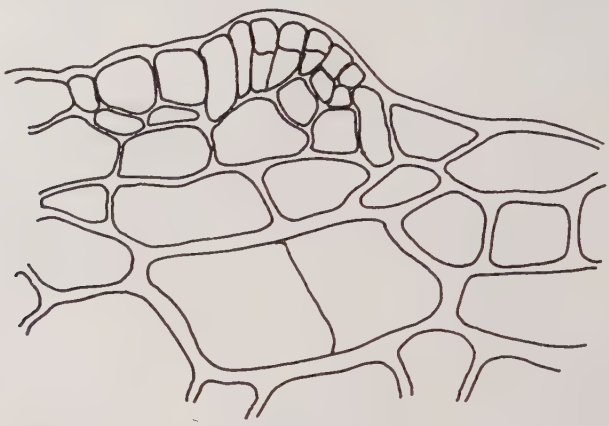


Fig. 131. — *L. striata* D. C. : jeune bourgeon épidermique sur le pétiole d'une feuille bouturée.

recloisonnements extra-axillaires observés sur des plantes entières peuvent être considérés comme des bourgeons en puissance.

Ce seraient des gradients d'activité mitotique ou organogénétique qui localiseraient les ébauches normales au niveau des aisselles ou des hypocotyles.

2° Comportement de boutures de nœuds après destruction des centres normaux, axillaires, de bourgeonnement et de régénération. — Pour apporter de meilleures preuves en faveur des idées précédentes, nous avons utilisé des boutures de nœuds isolés, prélevées sur les épicotyles de *L. purpurea*, *L. striata*, *L. vulgaris* et *L. bipartita*. Nous savons en effet que ces espèces sont celles qui régénèrent le mieux sur limbes ou entre-nœuds (tableau XII). Chaque bouture comprenait deux feuilles avec aisselles apparemment vides, 2 mm environ de l'entre-nœud supérieur et l'entre-nœud inférieur dans sa presque totalité. Sous éclairage artificiel (3 000 à 6 000 lux), dans des boîtes transparentes en matière plastique, leur base enfoncée dans du sable humide, ces boutures s'enracinent facilement et régénèrent des plantes fleurissant et fructifiant.

Elles ont servi à des essais de deux types qui seront décrits séparément :

1° Dès la mise en sable des boutures, les cellules épidermiques de l'aisselle sont enlevées soit par piqûre, soit par grattage, au point précis où

PLANCHE XXXVI.

FIG. 135. — *L. striata* D. C. : bouture d'un nœud de rameau hypocotylaire à feuilles verticillées par trois. Les axillaires normaux ont été sectionnés. Sur leurs moignons de nouveaux bourgeons sont apparus. Ils ont été à leur tour décapités. Une troisième génération de rameaux est en voie de différenciation.

FIG. 136, *A* et *B*. — *L. striata* D. C. : deux exemples de boutures de nœuds sur lesquelles les bourgeons axillaires ont été supprimés sans laisser de moignon. De nouveaux bourgeons sont apparus latéralement, donc en position nettement extra-axillaire.

FIG. 137, *A* et *B*. — *L. striata* D. C. : deux vues d'une bouture de nœud montrant quatre régénérations de bourgeons extra-axillaires.

FIG. 139. — *L. bipartita* Willd. : cloisonnements épidermiques sur le moignon d'un bourgeon axillaire normal décapité (voir fig. 135). Il ne peut s'agir que des premiers stades de l'initiation d'un bourgeon de remplacement.

nous savons que le bourgeon axillaire doit apparaître. On détruit ainsi les éléments les plus aptes à l'organogenèse, ceux dont on peut supposer qu'ils exercent autour d'eux l'influence inhibitrice qui empêche d'autres cellules épidermiques ou des cellules plus profondes d'évoluer en ébauches de rameaux latéraux. En cas de régénération uniquement épidermique, nous nous proposions de supprimer cette assise sur une grande surface afin de lever l'inhibition provenant de l'ensemble de l'épiderme.

Malheureusement, nous n'avons jamais obtenu de régénération sur les boutures traitées de la sorte. Elles peuvent vivre plusieurs mois sans qu'aucun bourgeon apparaisse. Dans quelques cas seulement, nous avons observé, sur le limbe, une ébauche minuscule, le plus souvent au voisinage de petites blessures locales (Pl. XXXV, fig. 134). Nous ne pensons pas que ce résultat négatif vienne de l'absence des corrélations recherchées ou d'une inaptitude à la régénération en dehors du point de l'aisselle où apparaît habituellement le bourgeon. Les expériences décrites au paragraphe précédent prouvent qu'il ne peut en être ainsi.

Il s'agit sans doute d'une insuffisance technique. Pour obtenir une bonne régénération, après cicatrisation des blessures, une certaine vigueur doit être indispensable, comme elle est indispensable à la levée de certaines inhibitions (49, 51).

2° Aussi, dans d'autres séries d'expériences, aucune piqûre ou ablation d'épiderme n'a été faite avant l'enracinement complet des boutures. A ce moment, comme dans les essais décrits p. 107, un bourgeon axillaire s'est développé, qu'il provienne d'une dédifférenciation d'aisselle entièrement vide ou du développement d'une ébauche déjà présente, mais invisible extérieurement. On le sectionne alors aussi près que possible de sa base. Dans ce cas, de nouveaux méristèmes se forment, qui évoluent en axes feuillés. Ils sont toujours localisés immédiatement en contact avec la base coupée de l'axillaire d'ordre I. Si un moignon subsiste, ils sont toujours à la base de ce moignon (Pl. XXXVI, fig. 135). S'il n'y a aucun moignon, ils sont localisés soit entre la feuille et la section de l'axillaire (donc dans la même position que les bourgeons surnuméraires de *Chænorrhinum*), soit sur les flancs de cette section (Pl. XXXVI, fig. 136 A et B, 137 A et B). Au contraire, les régénérations n'apparaissent que très exceptionnellement au-dessus ou au-dessous de l'axillaire sectionné (Pl. XXXVI, fig. 138 A et B), ce qui indique l'existence d'un gradient fortement orienté et ce qui peut expliquer l'échec de l'expérience précédente, puisque, dans ce cas, l'épiderme n'était jamais intact au voisinage immédiat du point d'apparition de l'axillaire d'ordre I.

Des fixations faites deux à cinq jours après l'ablation ont montré facilement, après coupes en série et coloration, que les régénérations sont comme toujours épidermiques et identiques à celles décrites sur les feuilles ou les entre-nœuds (Pl. XXXVI, fig. 139 ; fig. 140, Pl. XXXVII, p. 155, 141 A et B).

Nous avons ensuite, sur de nouvelles séries de boutures, poursuivi les

ablations en supprimant les régénérations au fur et à mesure qu'elles apparaissaient.

Nous avons pu ainsi éloigner toujours plus nettement de l'aisselle les nouveaux points de bourgeonnement, si bien qu'une portion importante de l'épiderme a pu être amenée à réagir. Elle s'étend d'une aisselle à l'autre, mais toujours au même niveau, sans empiéter sur l'entre-nœud supérieur ou inférieur ou sur le pétiole foliaire. Pour obtenir cette extension, il faudrait, par sections, isoler les segments de tige ou les limbes comme dans les expériences décrites p. 118.

Il faut noter de plus que les régénérations sont toujours en contact avec une des ablations précédentes.

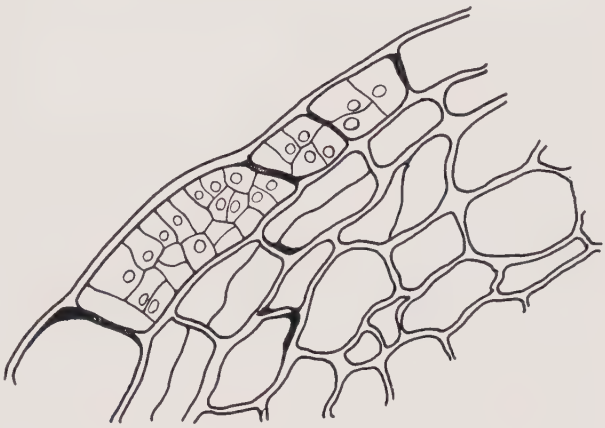


Fig. 140. — *L. striata* D. C. : jeune bourgeon épidermique extra-axillaire sur une bouture de nœud dont les axillaires normaux avaient été entièrement supprimés (voir fig. 136).

Ceci prouve :

1° La réalité des corrélations d'inhibition entre une ébauche présente et les cellules adjacentes non cloisonnées capables d'engendrer ultérieurement des bourgeons.

2° La présence et la conservation de potentialités équivalentes dans toutes les cellules épidermiques.

3° L'existence d'un gradient de régénération autour de l'aisselle, si strict qu'une levée d'inhibition ne libère que quelques cellules, celles qui sont les plus proches du point d'ablation. Un tel gradient est d'ailleurs indispensable à une morphogenèse ordonnée. S'il n'existait pas, il suffirait de supprimer un axillaire présent ou en puissance pour faire apparaître en des points très divers de nombreux bourgeons. Sa nature est inconnue, mais peut s'apparenter à celle des facteurs de différenciation qui décident, dans un ensemble de cellules ayant même origine et mêmes potentialités, de la spécialisation dans tel ou tel sens de certaines d'entre elles (21, 50).

4° L'intensité de ce gradient n'est pas constante tout autour du bourgeon axillaire d'ordre I, puisque les régénérations sont très difficiles sur l'entre-nœud au-dessus de lui et très faciles au contraire latéralement, au même niveau que lui.

Il existe ainsi une zone caulogène annulaire qui, sur un épicotyle à feuilles opposées décussées, unit les centres de bourgeonnement des deux aisselles. Sur les rameaux hypocotylaires à phyllotaxie plus complexe, cette jonction est encore plus facile à réaliser.

5° Les cellules épidermiques de la base des limbes, celles de la partie moyenne des entre-nœuds, ne réagiront qu'après isolement total de ces organes, donc après une destruction plus complète encore du « gradient de caulogenèse ».

3° Conclusion. — L'ensemble de ces expériences nous a permis de prouver que :

1° L'activité épidermique, qui, dans le sous-genre *Linariastrum*, est plus intense que sur les autres Linaires, s'étend à l'ensemble des tiges et des feuilles. Elle est normalement génératrice de bourgeons. Ce sont des gradients très stricts qui, sur une plante intacte, localisent les bourgeons aux aisselles et sur les hypocotyles.

2° Des inhibitions corrélatives émanent de l'apex de l'épicotyle, des rameaux hypocotylaires et des bourgeons axillaires les plus développés. Elles contribuent à empêcher toute dédifférenciation axillaire (elles augmentent le nombre d'aisselles vides) ou à bloquer très précocement l'activité épidermique après quelques mitoses (ébauches non différenciées). La suppression de ces inhibitions conduit toujours à la formation et à la croissance d'axillaires d'origine épidermique, véritables axes de remplacement capables de fleurir et de fructifier.

3° La présence d'un seul de ces centres d'inhibition est en général suffisante pour empêcher totalement cette évolution. Aussi tous les procédés utilisés pour augmenter ou diminuer la vigueur des plantes (repiquages, ablations d'organes dominants, bouturage, culture sous des intensités lumineuses variées) ne modifient jamais profondément leur comportement anatomique.

4° Dans l'ensemble du sous-genre *Linariastrum*, les caractères anatomiques, et en particulier la tendance au bourgeonnement épidermique, sont plus stables et plus uniformes que les caractères morphologiques. Si on ajoute qu'ils sont les mêmes dans les divers groupes d'espèces définis dans le sous-genre, on peut penser qu'ils existaient avant sa diversification. On peut donc les considérer comme le caractère le plus représentatif, comme la tendance fondamentale de ce sous-genre *Linariastrum*.

DISCUSSION

Au terme de cette étude nous savons que les *Linariastrum* forment, par leurs caractères anatomiques, un ensemble homogène. Mais cette homogénéité se retrouve aussi sur le plan morphologique, puisque des enchaînements relient étroitement entre eux les divers types décrits. Au total, ils sont avant tout caractérisés par :

1° La présence de rameaux hypocotylaires ou radiculaires capables, dans certains cas, de provoquer, par corrélations, la mort de l'épicotyle.

2° L'absence très fréquente de tout méristème axillaire analogue à celui de la majorité des autres phanérogames.

3° Une activité épidermique particulièrement intense puisque des corrélations très strictes sont nécessaires pour la localiser aux aisselles et sur les hypocotyles. En leur absence, elle peut, au contraire, intéresser n'importe quelle cellule superficielle d'un quelconque organe aérien des plantes.

Nous pouvons mentionner en outre :

1° La forme très spéciale de l'apex épicotylaire avant la différenciation de la première fleur ;

2° Le lien très étroit qui existe entre vigueur, phyllotaxie, forme foliaire et floraison sur les espèces les plus spécialisées.

Aucun de ces caractères n'est la propriété exclusive des *Linariastrum*. Aussi nous a-t-il semblé utile de comparer ces plantes aux autres formes végétales possédant l'un ou l'autre, afin de préciser, dans chaque cas, la place qu'elles occupent. Nous n'oublierons cependant jamais que leur grande originalité provient de la présence simultanée de l'ensemble de ces particularités, dont chacune, prise en particulier, est déjà assez spéciale.

De même il nous paraît indispensable de montrer comment les faits et les idées résultant de nos observations s'insèrent dans les conceptions classiques sur la systématique du genre *Linaria* et comment ils nous permettent de comprendre son évolution.

1° Morphologie comparée, expérimentation et systématique des Linaires.

Bien que nous n'ayons jamais eu pour but de réviser la systématique du genre *Linaria*, l'ensemble de nos observations et expériences nous a

conduite à comparer entre elles diverses espèces, donc à définir des caractères plus ou moins généraux, c'est-à-dire utilisables, en principe, pour une classification.

C'est ainsi que la présence d'aisselles vides, de bourgeons axillaires épidermiques, de rameaux hypocotylaires, peut servir à caractériser l'ensemble des *Linariastrum* et les opposer aux autres sous-genres (*Chænorrhinum*, *Cymbalaria*, *Elatinoides*) et aux autres *Antirrhinées*. Ces critères ne sont cependant nullement en contradiction avec ceux grâce auxquels les systématiciens ont depuis longtemps défini les genres et sous-genres (13, 52, 71, 85, 87, 149, 175, 176). Nous ajoutons seulement des précisions nouvelles aux diagnoses existantes.

Mais en sera-t-il de même dans le cadre du sous-genre *Linariastrum* ? Nous avons été amenée à rapprocher certaines espèces et à en séparer d'autres. Or les caractères utilisés (comportement comparé des épicotyles et des rameaux hypocotylaires, corrélations entre bourgeons, réponses à des expériences variées) ne sont pas ceux que les systématiciens exploitent le plus volontiers. S'ils ne nous ont pas conduite à une classification très différente de celle utilisée dans les Flores, ce sera à la fois une confirmation du bien-fondé de cette classification et de la valeur des nouveaux critères proposés (*).

Résumons tout d'abord les principes de la subdivision des *Linariastrum*. Ils ont été définis par Chavannes (52) dès 1833 et sont adoptés implicitement par les autres auteurs (voir 175). Chavannes reste d'ailleurs le seul à avoir étudié en détail le genre dans son ensemble. Ses conclusions se basent sur la forme des feuilles et la phyllotaxie, sur le port (caractères que nous avons aussi étudiés), mais aussi sur l'inflorescence, sur la taille et la couleur des fleurs, sur les caractères du style, sur la forme des capsules et des graines. Voici d'ailleurs, en nous limitant aux espèces étudiées ici, la classification qu'il propose :

Groupe 1. — *FOLIA DILATATA. COROLLA ULTRA 3 LINEAS (ADJECTO CALCARE) LONGA.*

I. — *Folia aut omnia terna, aut ima tantum terna cæteraque alterna.*

A. *Plantæ hirtæ* ..... *L. hirta.*

B. *Plantæ glaberrimæ :*

a. *Pedicelli folio longiores* ..... *L. reflexa.*

b. *Pedicelli folio breviores :*

1° *Flores racemoso-spicati* ..... *L. triphylla.*

2° *Flores subcapitati* ..... *L. thymifolia.*

II. — *Folia omnia alterna glabra, sæpius subamplexicaulia, glauca.* *L. dalmatica* et *L. genistæfolia.*

(*) Grâce à une étude en cours portant sur les capsules et les graines de nombreuses espèces, nous pourrons apporter une contribution très différente à ce problème (81).

GROUPE 2. — *FOLIA ANGUSTA, OMNIA ALTERNA, FLORES RACEMOSO-SPICATI. COROLLA ULTRA 3 LINEAS (ADJECTO CALCARE) LONGA.*

I. — *Semina angulata* ..... *L. linifolia.*

II. — *Semina discoidea margine lato cincta :*

A. *Flores lutei seu flavi* ..... *L. vulgaris.*

B. *Flores purpurascentes seu violacei* ..... *L. hepatica.*

GROUPE 3. — *FOLIA ANGUSTA, INFERIORA ET SURCULORUM VERTICILLATA. FLORES RACEMOSI AUT SPICATO-RACEMOSI ; COROLLA ULTRA 3 LINEAS (ADJECTO CALCARE) LONGA. HERBÆ SÆPIUS ERECTÆ, SURCULIS STERILIBUS INSTRUCTÆ.*

I. — *Stylus apice bifidus, stigmate bilobo ; semina transverse corrugata :*

A. *Flores laxe racemosi* ..... *L. spartea* et *L. bipartita.*

B. *Flores dense racemosi* ..... *L. reticulata.*

II. — *Stylus apice incrassatus, stigmate subemarginato ; semina angulata, subprismatica :*

A. *Calyx corolla longior* ..... *L. chalepensis.*

B. *Calyx corolla brevior :*

a. *Corol. purpureo-cærulea, lab. sup. abbreviato, calcare corol. æquante* ..... *L. purpurea.*

b. *Corol. violaceo-striata, lobis lab. sup. subovatis, calcare brevi.* *L. striata.*

III. — *Stylus apice incrassatus, stigmate subemarginato ; semina discoidea ciliata* ..... *L. Pelliceriana.*

GROUPE 4. — *FOLIA LINEARIA, OBLONGA VEL SUBLANCEOLATA, GLABERRIMA. FLORES MINIMI, SÆMIUS SUBCAPITATI. HERBÆ ERECTÆ.*

I. — *Calix glaber ; semina ovoidea* ..... *L. ablifrons.*

II. — *Calix pubescens ; semina discoidea marginata (disco lævi).* *L. arvensis.*

GROUPE 5. — *FOLIA ANGUSTA, INFERIORA QUATERNA, SUPERIORA SÆPIUS ALTERNA. FLORES PAUCI, CAPITATO-RECEMOSI. HERBÆ PLERUMQUE PROCUMBENTES AC DIFFUSI, RAMIS CAULIFORMIBUS CREBRIS MUNITÆ.*

I. — *Semina discoidea (disco lævi) late marginata :*

A. *Calix pubescens, corol. lutea, calcare violaceo-striata* ..... *L. supina.*

B. *Calix plaber ; corol. violaceo-cærulea (rarius alba) palato aurantiaco* ..... *L. alpina.*

II. — *Semina discoidea orbicularia, margine brevi cincta; disco tuberculata. Herbæ suberectæ :*

A. *Pedicelli bractea breviores* ..... *L. Broussonnetii.*

B. *Pedicelli bracteam æquantes vel ea longiores :*

a. *Corol. pallide violacea vel lutea, mediocris, palato punctato, calcare recto corol. superante* ..... *L. amethystea.*

b. *Corol. cærulea, parvula, palato aurantiaco, calcare corol. longiore* ..... *L. diffusa.*

Il est évident que ce groupement des espèces est très voisin de celui que nous proposons. Les trois principaux groupes (*L. hirta*, *reflexa*, *triphylla*, *thymifolia*, *dalmatica ; L. bipartita*, *reticulata*, *striata*, *purpurea*, *chalepensis ; L. supina*, *Broussonnetii*, *amethystea*, *diffusa*) sont dans les deux cas identiques. Mais nous apportons de nouvelles preuves en faveur de la légitimité de cette systématique :

1° Le groupe de *L. triphylla* peut aussi se caractériser par un épicotyle à feuilles de forme identique à celle des rameaux hypocotylaires. Il est dominant (plantes mal nourries) ou en équilibre avec les pousses basilaires. Son méristème apical est de forme normale. Cette absence de spécialisation morphologique en fait un proche parent des *Chænorrhinum*. *L. hirta* est, à notre avis, l'espèce qui matérialise le mieux ce lien. Au contraire *L. dalmatica* se singularise non seulement par ses feuilles alternes, mais aussi par la tendance de son épicotyle à être inhibé par les pousses hypocotylaires après semis non suivi de repiquage. Il faut signaler aussi sa vie pluri-annuelle.

2° Le groupe de *L. bipartita* à *L. chalepensis* possède, outre les caractères signalés par Chavannes, un épicotyle à feuilles larges et courtes, opposées, décussées, presque toujours fortement dominé par les rameaux sous-jacents. Son méristème apical a une forme très spéciale.

Comme Chavannes nous séparons *L. bipartita* et *reticulata* de *L. striata* et *chalepensis*. Mais nous nous basons pour cela sur la présence de deux types de rameaux hypocotylaires : rampants, non florifères, à feuilles larges et courtes ; dressés, florifères, à feuilles longues et étroites. L'existence de cette différenciation chez *L. Pelliceriana* (Pl. XXVI, fig. 95 B) nous amène aussi à rapprocher cette espèce des précédentes malgré la forme particulière de ses graines.

Il est remarquable que l'utilisation de critères très différents nous conduit comme Chavannes à grouper trois espèces à première vue aussi différentes que *L. striata*, *L. chalepensis* et *L. Pelliceriana*. Comme lui nous ne considérons pas le caractère « plante annuelle-plante vivace » comme important en systématique des Linaires. Il est plutôt une innovation susceptible d'apparaître parallèlement dans divers groupes d'espèces.

3° Le groupe de *L. supina* est particulièrement homogène, puisqu'il ne peut être subdivisé que grâce à des détails morphologiques comme la

pilosité, le rapport de longueur des pédoncules floraux et des bractées, la couleur des pétales. Beaucoup de ses espèces s'hybrident d'ailleurs spontanément avec la plus grande facilité, à tel point qu'il est très difficile d'obtenir des souches pures.

Nous proposons cependant d'utiliser les caractères nouveaux suivants : la phyllotaxie est identique sur l'épicotyle et les rameaux hypocotylaires. Le premier verticille de l'épicotyle est un faux verticille (observation de plantules). Épicotyle et rameaux hypocotylaires ont un développement équivalent, fleurissent et fructifient en même temps. Avant l'apparition des fleurs, tous les méristèmes apicaux sont « à prédominance foliaire ».

Il est, en somme, possible de subdiviser maintenant le sous-genre d'après des critères plus commodes et plus précis que ceux utilisés par Chavannes. Pour les formes à feuilles étroites, il propose la taille des fleurs, la forme des inflorescences, le groupement des feuilles en verticilles, mais on voit mal comment ces caractères varient d'un groupe à l'autre. Nous nous référons au contraire à la morphologie de l'épicotyle : dans le groupe 3, il est dominé et porte des feuilles opposées, décussées ; dans le groupe 5, il est semblable aux rameaux hypocotylaires par son développement et sa phyllotaxie.

Deux points litigieux seulement méritent d'être discutés :

1° Nous ne pouvons nous prononcer sur la légitimité d'une séparation de *L. arvensis* (4e groupe) et de *L. supina* ou *L. diffusa* (5e groupe). Nous aurions tendance à les réunir comme nous avons joint dans le groupe 3 *L. bipartita* et *L. chalepensis*, quitte à les séparer par des caractères moins importants. (*L. arvensis* possède, en effet très souvent, trois hélices foliaires au lieu de quatre ou cinq pour les autres espèces ; il a des graines plus petites, des fleurs minuscules, s'autofécondant facilement.)

2° Il nous est difficile de placer *L. vulgaris* très loin de *L. striata*. Le fait que les deux espèces s'hybrident (60, 61) n'est pour rien dans notre opinion, puisque *L. vulgaris* se croise tout aussi facilement avec *L. dalmatica* (*). Mais nous savons que les caractères de son épicotyle (phyllotaxie, tendance à la floraison), dans certaines souches sont intermédiaires entre ceux de *L. striata* et ceux de *L. supina*. Ajoutons que *L. purpurea* possède à un degré moindre les mêmes tendances. Or, la parenté de cette espèce avec *L. striata* n'est contestée par personne. Nous proposerions donc de placer *L. vulgaris* entre le troisième et le cinquième groupe de Chavannes.

L'essentiel de la modeste contribution que nous apportons à la systématique des *Linariastrum* est dû au fait que nous avons étudié attentivement les épicotyles et comparé leurs caractères et leur comportement à ceux des pousses hypocotylaires. Chavannes ne semble pas avoir saisi l'importance de cette distinction parce qu'elle était encore inconnue de beaucoup de morphologistes, mais aussi parce que, sur les échantillons d'herbiers, les épicotyles sont rarement apparents. Nous ne saurions trop

(*) Résultats inédits.

recommander à ceux qui préparent des exsiccata de Linaires de prélever des échantillons aussi complets et aussi variés que possible.

Terminons par une dernière suggestion concernant l'évolution des *Linariastrum*. On peut envisager dans chaque groupe d'espèces une variation parallèle des caractères morphologiques. Le point de départ consisterait en espèces à épicotyle dominant, proches parentes des *Chænorrhinum* ; on passerait ensuite à des formes sur lesquelles épicotyle et rameaux hypocotylaires ont les mêmes potentialités ; on aboutirait enfin à celles possédant un épicotyle condamné à mort par les bourgeons sous-jacents en croissance rapide. Cette spécialisation progressive serait plus ou moins poussée selon les groupes. Les trois étapes existent chez les Linaires à feuilles larges : elles sont représentées respectivement par *L. hirta*, *L. triphylla* et *L. dalmatica*.

La première et la deuxième s'observent seules dans le groupe de *L. supina* (suivant les conditions de culture). La troisième est presque exclusivement représentée parmi les espèces voisines de *L. bipartita* et de *L. striata*. Mais, dans certaines conditions, on peut voir réapparaître l'étape antérieure (plantes repiquées sur terreau, races particulières de *L. vulgaris* et *L. purpurea*). Nous ne prétendons pas apporter des preuves décisives en faveur de cette conception. Nous la proposons seulement comme hypothèse de travail pour des recherches ultérieures d'ordre systématique.

2° *Particularités anatomiques du méristème apical des Linaires et problèmes du fonctionnement des points végétatifs.*

Le type d'apex « à prédominance foliaire » que nous avons décrit pour la première fois sur l'épicotyle de *L. chalepensis* (voir aussi 36), puis retrouvé chez *L. bipartita*, *L. dalmatica*, *L. supina* (11), donc dans tous les groupes morphologiques des *Linariastrum*, n'a, à notre connaissance, été observé sur aucune autre plante ou plus exactement sur aucune tige feuillée en croissance active. On peut cependant le rapprocher des apex d'embryons ou de très jeunes plantules décrits par Buvat (26), Lance (108), Loiseau (119). Dans ce cas, on observe aussi des primordiums foliaires qui, peu après leur initiation, occupent la presque totalité du volume méristématique, ne laissant entre eux qu'un étroit sillon (fig. 142). De plus il n'y a dans tous ces points végétatifs aucune différenciation cytologique semblable à celle qui a pu être retrouvée, à maintes reprises, par les mêmes auteurs (26, 27, 107, 108, 109, 119, 29). On n'observe notamment ni anneau initial, ni cellules apicales inactives, ni méristème d'attente (26, 119). On peut cependant admettre que la presque totalité de ces méristèmes apicaux représente un anneau initial, d'où le nom d'apex à prédominance foliaire que nous leur avons donné.

On peut ainsi penser que les épicotyles de nombreuses Linaires ont conservé un caractère embryonnaire qui disparaît habituellement dès l'apparition des premières feuilles.

On pourrait croire que c'est là une cause ou une conséquence de la facile inhibition de ces pousses par les rameaux hypocotylaires, mais cette idée

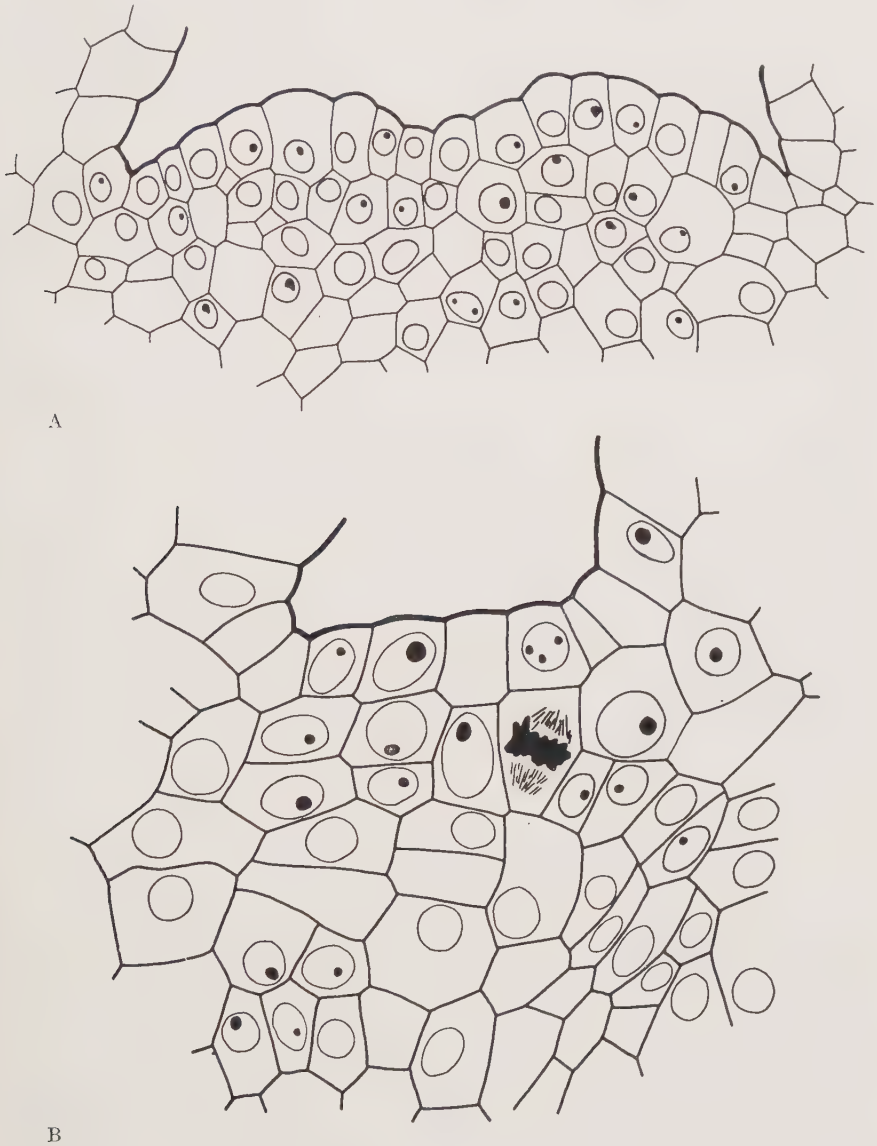


Fig. 142. — Apex de très jeunes plantules (*A* = *Cheiranthus* ; *B* = *Myosurus*) à des stades très différents du plastochrone. On notera le peu d'espace libre entre les ébauches foliaires. (Comparer avec les figures 37, 38, 39, 40.) [D'après Buvat (26).]

ne peut être retenue, puisque les espèces du groupe morphologique de *L. supina*, à épicotyle vigoureux et florifère, sont comparables de ce point de vue à *L. chalepensis* ou *L. bipartita*.

Les remarques suivantes semblent plus importantes :

1° Un apex non différencié cytologiquement, non structuré, peut engendrer des feuilles selon une phyllotaxie simple (*L. chalepensis*) ou complexe (*L. supina*) et à un rythme rapide. Cette différenciation n'est donc pas nécessaire à la phyllogenèse. Signalons d'ailleurs que Grangeon (82), étudiant des apex de plantes aquatiques à phyllotaxie complexe, n'a pu observer d'anneau initial quel que soit le stade du plastochrone (*).

2° Il ne semble pas, au contraire, que la persistance des méristèmes apicaux à prédominance foliaire soit compatible avec l'apparition des fleurs. Sur de nombreux hypocotylaires florifères on ne les observe jamais. Sur les épicotyles capables de fleurir, soit naturellement, soit après levée de la dominance hypocotylaire, un apex convexe, de plus grande taille, se différencie rapidement en même temps que des bourgeons végétatifs sont initiés dans la deuxième assise sous l'épiderme (bourgeons normaux : 72, 73, 75, 92, 126, 166, 148, 156, 184). Ils remplacent ainsi les aisselles vides ou les bourgeons épidermiques. Ils précèdent les fleurs dont l'origine est exactement semblable à la leur (38, 144).

Nous n'avons pas fait l'étude cytologique détaillée du passage d'un type de méristème à l'autre. Elle présenterait cependant beaucoup d'intérêt surtout par comparaison avec celle d'une différenciation de point végétatif structuré à partir d'un apex embryonnaire. Les fleurs des Linaires étant axillaires, il ne peut être question de l'apparition du méristème d'attente défini par Plantefol (131, 133), Buvat (27), Lance (108, 109). Mais peut-être certaines complications cytologiques, certains rapports de volume entre des cellules différentes, une certaine localisation des mitoses sont-ils nécessaires à l'apparition des fleurs.

3° Liens entre vigueur, phyllotaxie, forme foliaire et floraison chez certains Linariastrum.

L'idée d'un rapport étroit entre ces quatre facteurs découle à la fois de l'observation des plantes dans la nature et de l'expérimentation. Elle s'applique à toutes les Linaires, sauf à celles appartenant au groupe morphologique de *L. triphylla* (espèces à feuilles larges). C'est l'existence de ce rapport qui conditionne bien souvent l'aspect des Linaires en fleurs. Il mérite donc toute notre attention ; d'autant plus que, si les relations entre certains de ces facteurs sont parfaitement normales, d'autres (lien vigueur-floraison en particulier) demandent à être précisées et discutées.

1° Un lien entre phyllotaxie complexe et vigueur n'est pas fait pour nous surprendre : ce sont les pousses de Lilas les plus vigoureuses qui ont des feuilles verticillées par trois. Les puissants rejets de souche de certains

(*) Voir aussi Lance-Nougarède et Loiseau, *C. R. Acad. Sci.* (1960), *250*, 4438-40.

arbres portent des hélices foliaires si nombreuses qu'ils en sont aplatis (fasciation). Plusieurs auteurs ont récemment montré (3, 58, 117, 118, 134, 172), sur des plantes très variées, qu'un éclairage insuffisant ou des carences minérales gênent la régénération d'apex mutilés, abaissent le rythme de formation des feuilles, inhibent la multiplication des hélices foliaires. L'importance des fluctuations dépend des caractères héréditaires. Or, chez les Linaires, la tendance aux hélices multiples est très grande.

2° Les relations étroites entre forme foliaire et floraison sont également normales. La feuille d'inflorescence et la bractée sont presque toujours plus simples, plus étroites que les feuilles des parties végétatives.

Comme le limbe des Linaires, quel que soit le type de pousse sur lequel on l'observe, a toujours une forme très simple, le changement ne peut se manifester que par une variation du rapport entre longueur et largeur. Plus on approche du point d'apparition des fleurs, plus ce rapport est grand.

3° Le lien entre vigueur et floraison a besoin au contraire d'être discuté : il est inhabituel. Il est classique d'admettre que, en dehors de tout besoin de vernalisation ou de photopériode, bien des plantes supérieures ont leur floraison déterminée par certains facteurs très généraux : maturité de floraison, minimum trophique d'éclairement, rapport C/N élevé (Chouard, 55). Parmi eux, seul le rapport carbone-azote nous intéresse ici. Bien que son interprétation soit difficile (les calculs sont faits soit entre le carbone et l'azote totaux, soit entre glucides et protides), il signifie cependant qu'un excès d'aliments carbonés, sur une plante ayant une nutrition azotée suffisante, favorise la floraison. Au contraire, un excès relatif d'aliments azotés qui provoque une intense croissance végétative, retarde souvent la mise à fleurs. D'où l'idée qu'un excès de vigueur doit s'opposer à la floraison. Cette règle est bien connue des arboriculteurs, car un arbre fruitier produisant, chaque année, beaucoup de rameaux à bois ou de « gourmands » est rarement productif. Bien des pratiques de la taille et de l'élagage sont destinées à modifier convenablement le C/N en agissant sur la vigueur de l'arbre. Il semblerait donc que les Linaires aient un comportement exceptionnel. Nous allons montrer qu'il n'en est rien :

a. Certaines plantes herbacées ont une fertilité d'autant plus grande qu'elles sont plus vigoureuses. C'est ainsi que les céréales se mettent à fleurs avec la même facilité quel que soit le taux de nutrition azotée et que la récolte, donc le nombre de fleurs, est plus importante lorsque ce taux est élevé (Chouard, 55). Il en est de même pour la vigne : Huglin (91) a en effet montré qu'une nette corrélation existe entre productivité et vigueur pour un rameau, un cep ou une variété. Toute taille, et sans doute tout apport d'engrais, qui favorise la croissance végétative augmente du même coup la récolte. L'opposition avec des arbres fruitiers comme Pommier ou Poirier est donc certaine. Il nous semble toutefois que la comparaison a peu de valeur parce que trop superficielle. La différenciation des ébauches

florales chez la Vigne ou le Blé (une fois satisfaites les exigences en vernalisation et photopériode) est automatique quelle que soit la vigueur de la pousse. C'est seulement le nombre des ébauches qui est lié à cette vigueur. Au contraire, sur un Poirier, c'est la différenciation elle-même, la transformation d'un bourgeon « à bois » en bouton « à fleurs » qui dépend du C/N. Ces néoformations faites, le lien se relâche beaucoup, ce qui permet aux praticiens, par des apports d'engrais réalisés après cette époque de différenciation, d'accroître la production en augmentant le nombre de fruits par corymbe et leur volume moyen à maturité.

b. Or, sur les Linaires, comme sur le Blé ou la Vigne, la mise à fleurs, ou plus exactement la possibilité de floraison, n'est pas sous la dépendance d'une grande vigueur *. Le lien apparent vient de ce qu'une pousse faible est toujours une pousse inhibée et qu'il est nécessaire de lever cette inhibition pour lui permettre de croître assez longtemps pour fleurir. Une croissance assez durable est, en effet, indispensable, puisque les fleurs n'apparaissent en général qu'à une certaine distance de la base des pousses.

Les meilleures preuves sont les suivantes :

1° Si on lève l'inhibition en isolant le rameau faible (épicotyle de *L. chalepensis* ou *L. reticulata*, hypocotylaire réduit de *L. supina* ou *L. minor*) et, si on le bouture, il fleurira même s'il est resté très peu vigoureux, même si sa croissance a été très lente (boutures sur sable). Dans ce cas, il ne multipliera pas ses hélices foliaires, mais on verra apparaître les limbes longs et étroits qui accompagnent sans exception l'apparition des fleurs. Seul le premier caractère est indissolublement lié à la vigueur.

2° Si l'inhibition est faible (épicotyles rampants de *L. supina*, Pl. V, fig. 15), la croissance se poursuit lentement en présence des organes dominants. Il y a, dans ce cas encore, floraison. Mais la grappe reste courte, peu fournie, et les graines ne mûrissent pas toujours, par suite d'un dessèchement prématuré de la pousse dominée. Nous avons fréquemment observé ce cas dans des cultures en sol sableux insuffisamment arrosé.

3° Si l'inhibition est intense (épicotyle de *L. bipartita*), la croissance ne peut se poursuivre en présence des organes dominants que si les corrélations sont affaiblies par une augmentation très forte de la vigueur générale des plantes. On sait en effet qu'une vigueur accrue est un facteur important des levées d'inhibition (49, 51). C'est ce qui explique le succès de certains repiquages. Mais, pour être efficace, l'augmentation de vigueur devra nécessairement être importante, ce qui explique que, dans ce cas, la possibilité de floraison soit liée à la multiplication des hélices foliaires.

4° Enfin, si l'inhibition est encore plus forte ou, ce qui revient au même, si les tendances naturelles des pousses à croître lentement et à rester prostrées sont plus grandes (épicotyle de *L. chalepensis*), aucune augmentation d'ensemble de la vigueur des plantes ne sera suffisante pour provoquer la

* L'essai de diverses photopériodes a d'ailleurs montré qu'aucune Linaire de notre collection n'avait d'exigences fortes. Elles sont héméropériodiques préférantes, mais toutes parviennent à fleurir en jours courts. *L. chalepensis* est l'espèce qu'une culture sous huit heures d'éclairement contrarie le plus.

floraison. Il faudra dans ce cas supprimer les organes dominants (ablations des rameaux hypocotylaires) ou isoler l'organe dominé (bouturage). Mais nous savons que la floraison ne sera plus liée à une croissance vigoureuse (boutures sur sable, ablations tardives).

Il nous semble donc logique de conclure qu'après avoir atteint une certaine maturité de floraison et à condition de recevoir un certain minimum trophique d'éclairement *, tous les rameaux de toutes les espèces de Linaires étudiées ici sont capables de fleurir. Elles sont, de ce point de vue, comparables au Blé et à la Vigne.

Mais des corrélations d'inhibition empêchent certaines pousses d'expliciter ces caractères. C'est en tant que facteur de levée de ces corrélations d'inhibition que la vigueur aparaît liée à la floraison. Autrement dit, elle n'apparaît nécessaire à cette floraison qu'autant qu'elle est indispensable pour lever une inhibition. Si l'inhibition est supprimée par un autre moyen (bouturage), le lien entre vigueur et floraison n'apparaîtra plus.

Le comportement des Linaires ne présente donc pas, de ce point de vue, une grande originalité. De nombreuses plantes possédant, par exemple, des pousses courtes non florifères, à la base de leurs tiges (80, 163, 167), leur sont sans doute comparables.

4° Les Linaires et les plantes à bourgeonnement hypocotylaire.

C'est sans doute Rœper (147), dans son *Enumeratio Euphorbiarum*, qui a le premier mentionné l'existence de ce mode de ramification. Mais c'est Braun (16) qui a employé pour la première fois le terme : bourgeon hypocotylaire. A partir de 1850, de nombreux auteurs ont entrepris une étude systématique des néoformations de bourgeons sur hypocotyles et sur racines tant sur le plan morphologique qu'anatomique (12, 23, 57, 68, 84, 86, 88, 94, 95, 100, 104, 112, 127, 136, 140, 141, 146, 164, 177, 178, 179, 180, 181, 182).

Comme nous ne nous intéressons ici qu'aux hypocotyles, nous mentionnerons seulement les observations les plus importantes les concernant :

1° Les bourgeons hypocotylaires peuvent apparaître soit de façon constante sur des plantes croissant dans des conditions normales (*Anagallis*, *Linum*, *Linaria*), soit seulement lorsqu'elles poussent dans des conditions spéciales (*Cultures en pots*, Wydler, 181, 182).

2° Leur localisation varie : ils peuvent s'étendre à tout l'hypocotyle (*Linum*) ou se limiter au point de jonction de la racine et de la tige (Antirrhinées).

3° Ils peuvent naître précocement (*Linum*, Antirrhinées) sur de jeunes

* Les plantes cultivées en chambres lumineuses sous faible intensité ne fleurissent jamais. Celles croissant sous 4 500 à 6 000 lux ne le font pas toutes, si bien qu'il est possible que leurs besoins diffèrent et que certaines radiations solaires mal représentées dans nos pièces soient indispensables.

plantes, ou tardivement, en automne, sur des axes âgés et épaissis (*Alliaria*). Dans ce cas, leur formation précède de peu la mort des parties aériennes et ils jouent le rôle d'organes de conservation.

4° On peut les considérer comme échappés à une dominance apicale active, puisque leur nombre est augmenté lorsqu'on supprime plus ou moins précocement l'épicotyle (Kuster, 104). Des corrélations d'inhibition existent également entre eux, puisqu'on obtient longtemps de nouvelles formations en supprimant les bourgeons au fur et à mesure de leur apparition, alors qu'au contraire, sur les témoins intacts, leur nombre se stabilise très vite [Burns et Hedden (23)].

5° Ils peuvent être indispensables au développement et à la survie de l'espèce (*Orobanche*) ou représenter des organes de remplacement ne se développant qu'en cas de disparition accidentelle de l'épicotyle (*Linaria cymbalaria*, *Anagallis*).

6° Leur origine s'est révélée épidermique dans tous les cas où elle a été étudiée (1, 5, 7, 23, 57, 62, 117, 124, 141, 142, 146, 182). Il a fallu cependant attendre le travail de Crooks (1933) pour posséder une série d'images montrant le détail de cette initiation aux dépens d'une seule cellule (fig. 149). Bain (5) a également publié d'excellentes illustrations (fig. 154).

Cette uniformité s'oppose à la diversité des modes d'organogenèse sur les racines [voir p. ex. Priestley et Swingle (141) et Rauh (142)]. Il est vrai que toutes les plantes à bourgeons hypocotylaires n'ont pas été étudiées de ce point de vue.

La publication d'ensemble la plus récente et la plus importante sur l'ensemble du sujet reste celle de Rauh (142). Très précise, parfaitement illustrée, elle a servi de base à nos premières observations. Rauh intègre les plantes à rameaux hypocotylaires et radiculaires dans le cadre typologique préconisé par Troll (163). Il montre clairement que le bourgeonnement hypocotylaire est beaucoup moins répandu que le bourgeonnement radiculaire, moins important aussi au point de vue des formes biologiques, puisqu'il ne conduit pas obligatoirement à l'état pérennant.

Parmi les genres qu'il étudie, trois prennent une place à part, parce que de nombreuses espèces ont pu être comparées, montrant une importance variable des rameaux adventifs. Ce sont les genres *Linum*, *Euphorbia*, et *Linaria*.

L'importance des bourgeons hypocotylaires est assez faible sur le premier. Ils ne réussissent jamais à supplanter l'épicotyle au cours de la période de végétation qui suit la germination des graines. Sur les espèces annuelles, ils représentent surtout des organes de remplacement capables de croître et de fleurir lorsque l'axe principal est brisé au-dessous des cotylédons. Si les cotylédons sont épargnés, ce sont leurs propres axillaires, toujours très développés, qui assurent le relais. On peut donc comparer ces espèces à des *Antirrhinum* ou mieux à des *Chaenorrhinum* (fig. 143). Sur les espèces vivaces s'ils peuvent se développer dès la première année, ils se multiplient et croissent surtout durant les périodes de végétation suivantes, lorsque les tiges aériennes (épicotyles, bourgeons cotylédonaires, premières

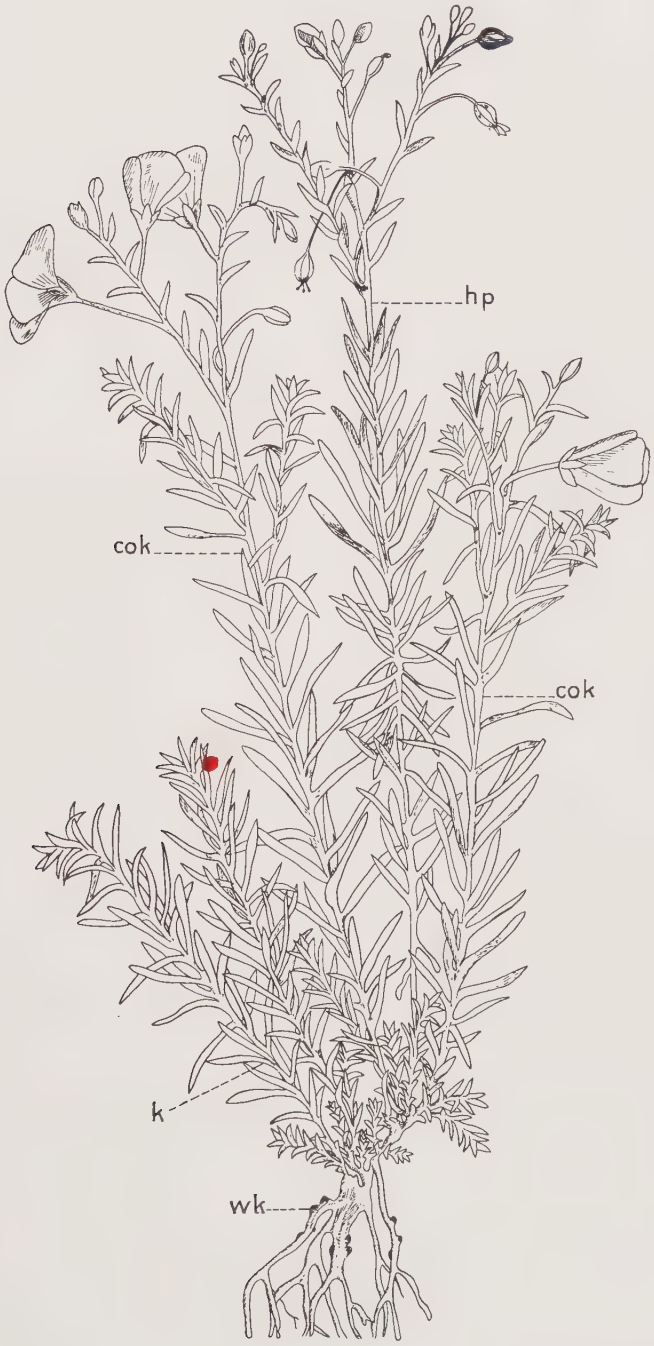


Fig. 143. — *Linum usitatissimum* : plante à la fin de sa première année de végétation. L'épicotyle (*hp*) a déjà fleuri. Son développement est comparable à celui des bourgeons cotylédonaires (*cok*) et plus important que celui des rameaux hypocotylaires (*k*). Les bourgeons radiculaires (*wk*) sont encore très petits. [D'après Rauh (142).]

pousses hypocotylaires) se sont desséchées. Elles ne peuvent donc être comparées avec les Linaires (fig. 144).

Sur les Euphorbes, la spécialisation est plus poussée. On peut séparer trois types principaux (fig. 145). Le premier comprend les espèces à épi-

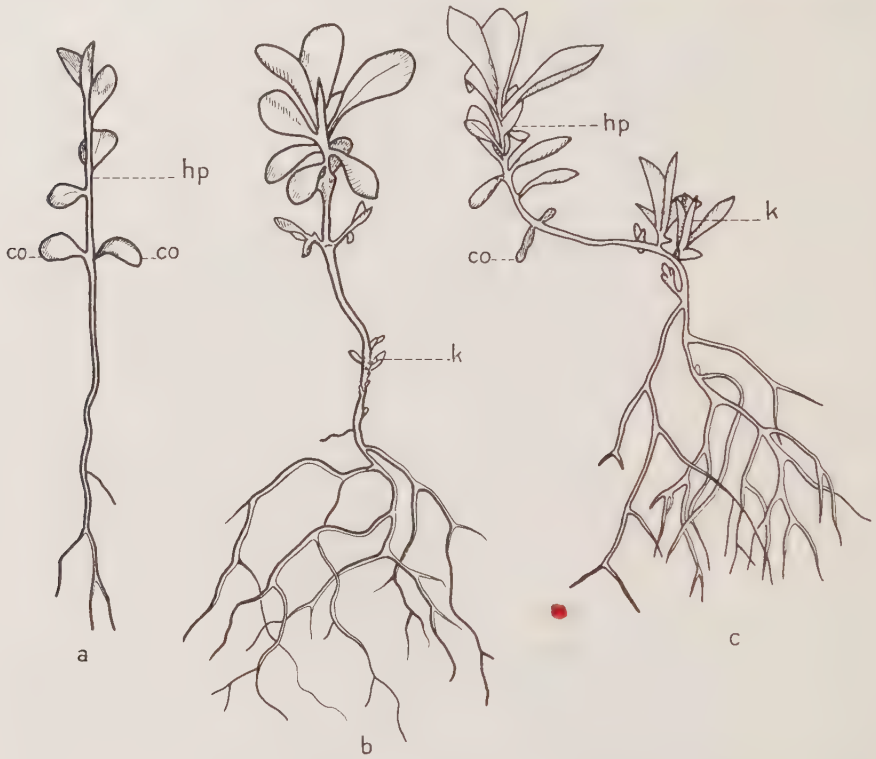


Fig. 144. — *Linum flavum* L. : *a*) jeune plantule à épicotyle (*hp*) dominant ; *b*) plantule plus âgée sur laquelle les premiers bourgeons hypocotylaires (*k*) sont visibles ; *c*) plante à la fin de la première année : l'épicotyle est en partie prostré et les bourgeons hypocotylaires (*k*) encore peu développés. Ils croîtront au printemps suivant lorsque l'épicotyle aura disparu. [D'après Rauh (142).]

cotyle dominant qui n'ont pratiquement aucun bourgeon hypocotylaire (*E. bubalina* et surtout *E. helioscopia*). Le second celles sur lesquelles rameaux hypocotylaires et épicotyle ont un développement comparable et contribuent tous les deux à la production des semences (*E. segetalis* et *E. gerardiana*), etc. Le troisième enfin, celles dont l'épicotyle est dominé par les pousses sous-jacentes (*E. esula*, *E. cyparissias*).

Mais en aucun cas cette influence n'est aussi forte que chez les Linaires. Chez *E. cyparissias*, espèce sur laquelle la dominance hypocotylaire est la plus nette, la tigelle manifeste encore sa préséance durant toute la première année ; mais elle ne fleurit pas et meurt en automne. Ce sont des bourgeons nés sur l'hypocotyle ou sur les racines qui assurent la reproduction sexuée

à partir de l'année suivante. En somme, c'est parce que ces Euphorbes sont vivaces qu'elles ont un bourgeonnement hypocotylaire biologiquement important.

Ces observations soulignent bien l'originalité des Linaires :

1° Les *Linariastrum* seuls comprennent des espèces annuelles sur lesquelles les rameaux hypocotylaires, soit se développent en même temps que l'épicotyle et fleurissent en même temps que lui, soit l'inhibent et le condamnent à mort dès les premières semaines qui suivent la germination.

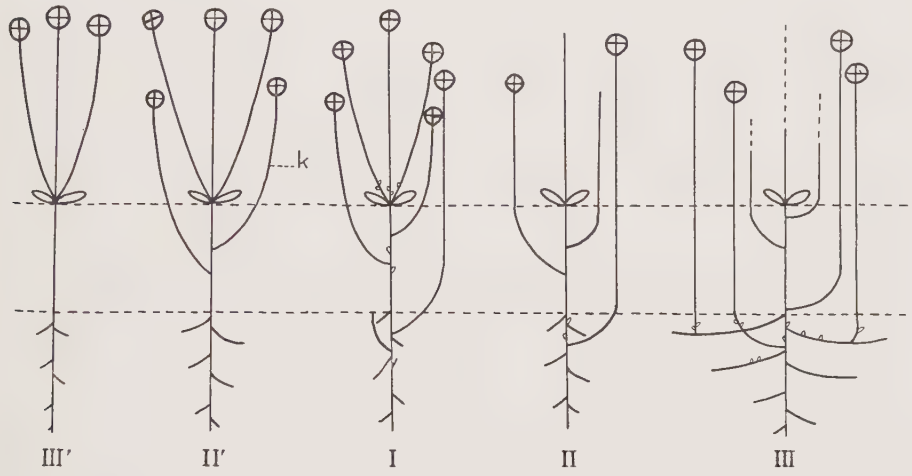


Fig. 145. — *Importance du bourgeonnement hypocotylaire et radiculaire chez les Euphorbes.* [D'après Rauh (142)]. I. *E. Gerardiana* Jacq. présente tous les types de bourgeons sans qu'aucun domine réellement. — II et III. *E. Amygdaloides* L. (II) montre une dominance des bourgeons hypocotylaires et radiculaires ainsi que *E. cyparissias* L., mais surtout au cours de la deuxième année de végétation. — II′ et III′. *E. segetalis* (II′) et *E. helioscopia* (III′) ont, au contraire, un épicotyle dominant, se développant avec ou sans bourgeons hypocotylaires (*k*).

Seules, elles ne montrent pas une différence fondamentale entre espèces annuelles et vivaces.

2° Des *Chænorrhinum pluri-annuels* (*Ch. origanifolium*) sont seuls semblables à la majorité des Euphorbes et aux Lins les plus spécialisés (*L. flavum*, fig. 144) ; car ils sont les seuls à avoir un épicotyle dominant la première année, qui persiste durant la période de végétation suivante et fleurit alors en même temps que des rameaux hypocotylaires développés secondairement. Tous les *Linariastrum* sont au contraire plus spécialisés, car, même sur les espèces voisines de *L. triphylla* ou de *L. supina*, les deux catégories de pousses sont très tôt comparables et évoluent simultanément.

3° Les *Cymbalaria* et les *Elatinoides* sont voisines des Lins du type *flavum* et des Euphorbes du type *Helioscopia* et *bubalina* ; mais leur spécialisation morphologique s'est exercée dans une autre direction, puisqu'elles possèdent des rameaux rampants basitones, pouvant s'enraciner aux nœuds

(*Cymbalaria*) et toujours plus développés que l'épicotyle lui-même (fig. 146).

4° Sur le plan des corrélations entre bourgeons, on peut dire que les Lins et les Euphorbes possèdent, plusieurs mois durant, un épicotyle qui exerce une nette dominance sur les organes sous-jacents. Il en est de même pour les *Chænorrhinum*. Mais chez les *Linariastrum* il n'est jamais un organe inhibiteur. On observe soit une absence apparente de corrélations, soit une dominance des bourgeons adventifs.

Dans la grande majorité des cas, nos observations concordent bien avec

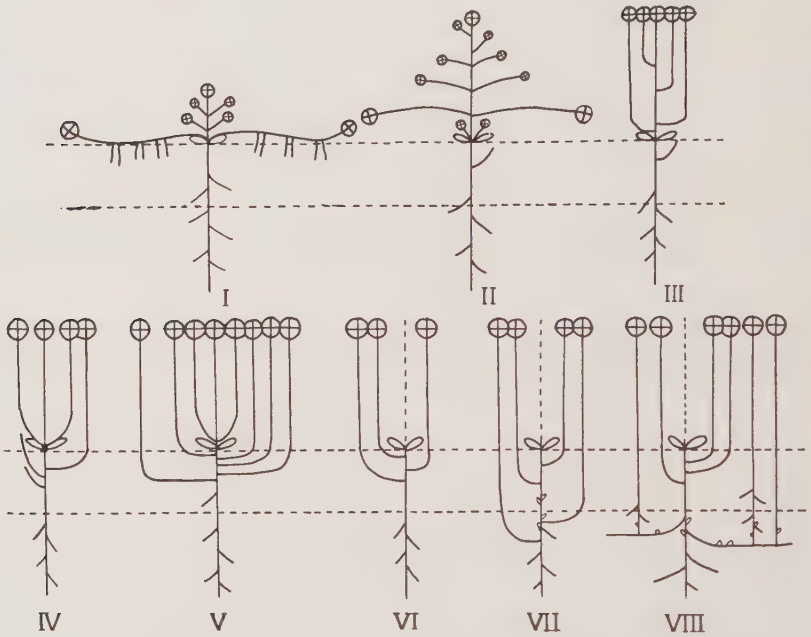


Fig. 146. — *Importance du bourgeonnement hypocotylaire et radiculaire chez les Linaires.* [D'après Rauh (142)]. I. *L. cymbalaria* L. — II. *L. spuria* Mill. — III. *L. minor* Desf. — IV. *Antirrhinum majus* L. — V. *L. alpina* L. — VI. *L. bipartita* Willd. — VII. *L. dalmatica* Mill. — VIII. *L. vulgaris* Mill. Les cercles représentent les inflorescences terminales ; les lignes en tirets, les pousses qui meurent prématurément.

celles de Rauh. Les différences proviennent de ce que nous avons cultivé toutes les espèces dans des conditions à la fois variées et bien définies, alors qu'il ne précise pas toujours où et comment ont été faites ses observations. Or, nous savons que les conditions de milieu, la date des semis sont des facteurs capables de perturber profondément les caractères morphologiques. Peut-être aussi l'importance fondamentale qu'il accorde à la différence entre espèces vivaces et annuelles l'a-t-elle empêché de saisir certaines analogies. Signalons par exemple que (fig. 146) :

1° Le parallélisme entre les espèces du groupe de *L. triphylla* et celles du groupe de *L. supina* n'est pas souligné. Or, dans ce dernier groupe, des espèces annuelles (*L. supina*, *L. Broussonnetii*) ont un comportement iden-

tique à celui des espèces vivaces (*L. alpina* qui sert de type à Rauh).

2° La grande plasticité de *L. dalmatica* n'est pas signalée. Rauh la considère comme possédant toujours un épicotyle précocement dominé. Nous avons montré qu'il n'en est rien. Cette plasticité permet cependant une utile transition avec d'autres espèces à feuilles larges sur lesquelles la dominance hypocotylaire est exceptionnelle (*L. hirta*, *L. triphylla*, etc.).

3° Les deux types de rameaux hypocotylaires (rampants-non florifères et dressés-fertiles) n'ont pas été notés. Il est vrai que l'auteur ne semble pas avoir observé les espèces les plus caractéristiques à ce sujet : *L. chalepensis*, *L. Pelliceriana*.

4° Mais surtout Rauh ne semble pas avoir observé que les rapports entre épicotyle et rameaux hypocotylaires peuvent être dans une large mesure modifiés par les conditions de culture et l'expérimentation. Or, nous savons qu'il suffit parfois d'un repiquage sur terreau pour qu'un épicotyle échappe aux inhibitions hypocotylaires, pour que, par exemple, *L. bipartita* ou *L. striata* ressemblent à *L. supina*. Dans le même ordre d'idées, l'existence de races possédant des tendances particulières (*L. purpurea*, *L. vulgaris*) n'est pas mentionnée.

5° Enfin ses observations anatomiques sont réduites à des schémas du mode d'initiation des bourgeons sur hypocotyles ou sur racines. Il n'a ainsi découvert ni l'importance des aisselles vides, ni celle des axillaires épidermiques.

Il n'en est pas moins vrai que son œuvre est remarquable, qu'elle représente une base indispensable pour toute recherche sur les plantes à rameaux hypocotylaires ou radiculaires et que, sans elle, nous n'aurions certainement jamais entrepris ces recherches.

5° Linaires et plantes à aisselles vides.

Personne ne doute que, chez les Phanérogames, un lien très étroit existe entre feuilles et méristèmes latéraux. Certains anatomistes ont même pu montrer qu'une même fraction du méristème apical se scindait précocement en deux parties : l'une évoluant en feuille, l'autre en bourgeon axillaire (66, 163). Cette association si précoce et déjà si bien imprimée dans l'ontogénie s'est d'ailleurs réalisée progressivement au cours de l'évolution, puisqu'elle n'existe pas chez bien des Ptéridophytes (171, 173) et certains Gymnospermes (29, 90). Chez les Bryophytes, elle n'est pas générale, bien qu'elle ait pu être observée dans certains genres.

Quoi qu'il en soit, les morphologistes, traitant des plantes supérieures, ont longtemps nié jusqu'à l'existence des aisselles vides. Hofmeister (1868) croit qu'aucun exemple d'absence totale de méristème axillaire n'est connu avec certitude. Velenovsky (1907) note que l'avortement total d'un bourgeon axillaire hors des pousses florales est une grande rareté. Troll (1937) insiste sur le fait que chaque feuille est liée à une ébauche axillaire. Il se réfère à l'opinion d'Hofmeister et cite seulement comme

exception certaine le cas d'*Aldrovanda vesiculosa* décrit par Caspary (31) : cette plante a des feuilles verticillées par cinq et sur chaque verticille une seule feuille possède un bourgeon.

Cependant, depuis le milieu du siècle dernier, plusieurs auteurs avaient signalé des aisselles vides. Mais, après lecture attentive, leur témoignage ne peut être accepté, car il est basé, soit sur de simples observations macroscopiques, soit sur des études anatomiques très sommaires (56, 100, critiqués par 97 et 148).

Il faut signaler toutefois que Vichura a montré clairement sur *Stellaria media* que, pour chaque paire de feuilles (opposées décussées), une aisselle est souvent réellement vide alors que l'autre possède très tôt un bourgeon à développement anticipé. L'ensemble de ces axillaires s'insère d'ailleurs souvent sur une hélice régulière le long de l'axe végétatif (9, 48, 153).

La même observation peut être faite chez *Polycarpon tetraphyllum*, mais la répartition des bourgeons est alors sectoriale (17, 163, 167, 48).

Tout récemment, Gregory et Veale ont démontré avec précision l'existence d'aisselles vides chez *Linum usitatissimum*, plante comparable aux Linaires à bien des égards. Quelques années auparavant Kundu et Rao avaient abouti à une conclusion analogue pour le Jute (*Corchorus capsularis*), mais leurs illustrations manquent de précision.

La seule tentative vraiment importante faite pour rechercher des aisselles vides chez les Phanérogames est celle de Holthusen (90). On peut seulement regretter qu'il n'ait pas utilisé de techniques cytologiques, car il n'a pu observer les groupes de cellules en voie de différenciation ou de dédifférenciation qui n'ont pas encore subi de mitoses.

Il arrive cependant aux conclusions suivantes :

1° Chez les Gymnospermes, les aisselles vides sont très nombreuses. Cette observation confirme celle de Prat (137) et a été précisée par P. et F. Bugnon (18) : ces auteurs montrent sur le Pin maritime que l'apparition d'aisselles vides est périodique. Durant une période de végétation, il se forme d'abord un étage de feuilles sans trace de méristème axillaire, puis un étage moyen de limbes avec des bourgeons axillaires évoluant en rameaux anticipés caducs. Enfin, un étage supérieur peu fourni (pseudo-verticille) porte des bourgeons d'abord dormants qui évoluent au printemps suivant en rameaux longs persistants.

2° Chez les plantes « éricoïdes », les aisselles vides sont également fréquentes et leur répartition est irrégulière. Chez les *Stylidium* (22), elles sont même en majorité, puisqu'on observe seulement quelques bourgeons à la base et au sommet des tiges.

3° Chez les plantes plus banales, les aisselles vides sont au contraire très rares sur les rameaux purement végétatifs. Elles existent par contre sur bien des rameaux floraux (Holthusen en note sur quatre-vingt-seize espèces parmi les cent deux étudiées). On les trouve liées aux bractées

de l'axe d'une inflorescence terminée par une fleur : elles donnent alors à cet axe l'allure d'un pédoncule floral (*Convolvulus arvensis*). Dans les inflorescences de *Cotula coronopifolia*, sur soixante inflorescences étudiées, 52 p. 100 ont deux feuilles stériles, 31 p. 100 en ont trois, 8 p. 100 en ont quatre avec un maximum de sept aisselles vides sur l'une d'elles. Chez *Odontospermum maritimum*, sous la fleur terminale, cinq à sept feuilles sont stériles, puis, sans transition, à l'aisselle de la suivante, se développe

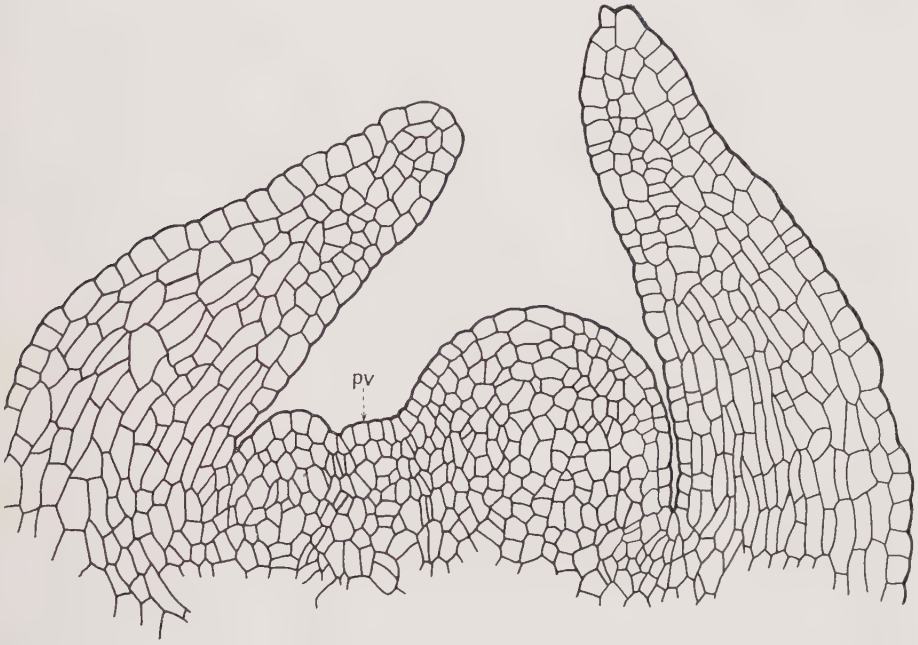


Fig. 147. — *Mirabilis Jalapa* L. : fausses aisselles vides ; les bourgeons axillaires se sont développés anormalement tôt et masquent le point végétatif principal (*pv*), réduit à quelques cellules. [D'après Champagnat et Laurent (46).]

un méristème vigoureux qui, l'année d'après, engendrera un axe de remplacement lui-même terminé par une inflorescence.

Holthusen n'a pas étudié les Linaires. Les seules Scrophulariacées observées sont les Véroniques qui ne lui ont révélé aucune particularité.

Pour lui, c'est la spécialisation d'une tige dans le sens floral (rameaux feuillés portant des fleurs ou inflorescences latérales), qui explique l'exception à la règle générale. Il ne croit pas à l'importance morphologique de ces exceptions.

Il montre aussi que leur nombre et leur répartition sont très difficiles à modifier expérimentalement (apport d'engrais, ablations variées faites sur *Trollius* et *Pulmonaria*). Ce résultat s'oppose à celui de Berthier (9, 47) qui, sur *Stellaria media*, a trouvé des aisselles vides beaucoup plus nombreuses sur les plantes croissant sur sable (allées de jardin) que sur celles croissant en terre fertile (plates-bandes du même jardin). Dans le premier

cas, il n'est pas rare que les deux aisselles d'une paire de limbes ne montrent plus aucune cellule méristématique. Gregory et Veale ont aussi augmenté la proportion des aisselles vides de Lin en soumettant des plantules à une forte carence en azote. Au contraire, Bergolt (8) a réussi sur *Viola pinnata* à transformer une aisselle vide en aisselle fertile par un fort apport d'engrais. Il obtient ainsi deux fleurs sur la même hampe. Mais les autres espèces de Violettes sur lesquelles il a fait le même essai lui ont donné des résultats négatifs. Rappelons que, sur les *Linariastrum*, nous avons pu influencer le mode de bourgeonnement et le nombre d'aisselles vides en les cultivant sous une très faible intensité lumineuse. L'effet n'est cependant jamais spectaculaire.

Signalons enfin qu'il existe de « fausses aisselles vides » par développement très précoce d'axillaires normaux. C'est ainsi que, chez *Mirabilis jalapa* (46), avant la naissance de la première fleur, le sommet principal s'ébauche à peine et que le méristème terminal provient, en grande partie, de la juxtaposition de deux méristèmes axillaires très tôt apparus en liaison avec de très petits primordiums foliaires (fig. 147).

Comment situer les Linaires dans cet ensemble ?

Remarquons d'abord que, chez elles, l'absence de méristème axillaire n'est pas liée à la floraison. Nous avons même un moment envisagé l'hypothèse contraire, puisque les premières aisselles vides que nous ayons observées étaient situées sur des épicotyles condamnés à mort (36).

De même, elles peuvent difficilement être classées parmi les formes éricoïdes d'Holthusen, car toutes celles qu'il a étudiées sont beaucoup plus nettement microphylles. Et, cependant, la répartition inégale des aisselles vides qu'il décrit rappelle beaucoup ce que nous avons observé sur les *Linariastrum*. On pourrait donc, peut-être, les rapprocher de ces cas ainsi que des Lins de Gregory et Veale et d'autres genres à feuilles petites (*Sedum*, *Euphorbia*, *Hippuris*) dont la phyllotaxie a été étudiée récemment par Deschatres, Hottin, Grangeon, Loiseau. Mais, tant que l'étude approfondie des aisselles de ces plantes n'aura pas été faite, nous pouvons penser que les Linaires occupent, de ce point de vue, une place à part parmi les Angiospermes. Cette idée est d'ailleurs renforcée par la multiplicité des types d'aisselles vides que nous avons pu observer et décrire. Holthusen n'aurait certainement pas omis de les rapporter s'il les avait rencontrés sur l'une des nombreuses espèces qu'il a étudiées.

Mais il est bien difficile de définir les causes de ce comportement particulier :

1° Nous avons d'abord cru à l'existence d'un lien entre aisselles vides et structure anatomique des apex. Les points végétatifs à prédominance foliaire sont en effet les premiers sur lesquels nous les ayons observées.

Leur existence sur *L. supina* (11) venait même renforcer cette idée. Mais nous en rencontrions aussi chez *L. triphylla* qui possède des apex normaux. De plus, elles ne sont pas rares sur les rameaux hypocotylaires florifères de *L. bipartita* ou *L. chalepensis* dont les points végétatifs sont également normaux.

2° De même, leur abondance sur les épicotyles normalement florifères de *L. triphylla* et *L. supina* et sur les pousses hypocotylaires florifères de nombreuses autres espèces nous interdit de les lier à des pousses condamnées à mort et incapables d'engendrer un organe, quel qu'il soit, à l'aisselle de leurs feuilles.

3° Cependant, l'absence d'aisselles vides chez *Antirrhinum* et *Chænorrhinum* (qui, au contraire, possèdent des bourgeons surnuméraires) suggère que leur apparition est assez tardive chez les Antirrhinées et qu'elles sont nées sur les *Linariastrum* en même temps que leurs autres particularités morphologiques.

Provisoirement au moins, on peut y voir une spécialisation susceptible d'intéresser toutes les espèces de *Linariastrum*, tous les types de rameaux et de feuilles qu'elles ont différenciés. Les aisselles vides seraient un caractère indépendant des autres spécialisations ; elles seraient aussi anciennes qu'elles dans l'histoire du sous-genre. Mais il est impossible de savoir si leur apparition est purement fortuite ou si elle a été provoquée par celle d'un autre caractère.

4° Une coexistence très spéciale doit enfin être soulignée : celle des aisselles vides et des bourgeons épidermiques. Elle donne aux *Linariastrum* leur plus grande originalité, car, si les aisselles vides sont rares chez les plantes supérieures, les bourgeons axillaires épidermiques le sont bien plus encore. Nous allons donc, dans le paragraphe suivant, étudier la signification du bourgeonnement épidermique et nous demander dans quelle mesure il peut être lié à ou même déterminé par la présence d'aisselles vides.

6° *Les Linaires parmi les plantes à bourgeonnement épidermique.*

Les Linaires occupent parmi elles une place encore plus à part que parmi les plantes à aisselles vides ou à bourgeons hypocotylaires. Elles sont en effet les seules, à notre connaissance, à posséder des bourgeons à la fois épidermiques et parfaitement axillaires (fig. 148). Cette localisation des méristèmes latéraux est même de règle sur toutes les espèces sauf peut-être sur les pluri-annuelles comme *L. dalmatica* ou *L. striata*. C'est donc un caractère normal et permanent du sous-genre.

Les autres cas où une initiation épidermique est connue avec précision sont toujours des exemples de bourgeonnement adventif sur hypocotyles (fig. 149), sur feuilles isolées (fig. 150), sur entre-nœuds isolés, ou sur cals (fig. 151). Les bourgeons adventifs ne sont d'ailleurs pas tous épidermiques : les ébauches naissant sur des racines peuvent être corticales

(*Aristolochia clematitis*, *Rumex sanguineus*), péricycliques (*Linum flavum* *), phellodermiques (*Nasturtium amphibium*). Elles se rapprochent alors des précédentes puisque le phelloderme prend naissance après individualisation dans le péricycle d'une assise génératrice.) Certains bourgeons hypo-

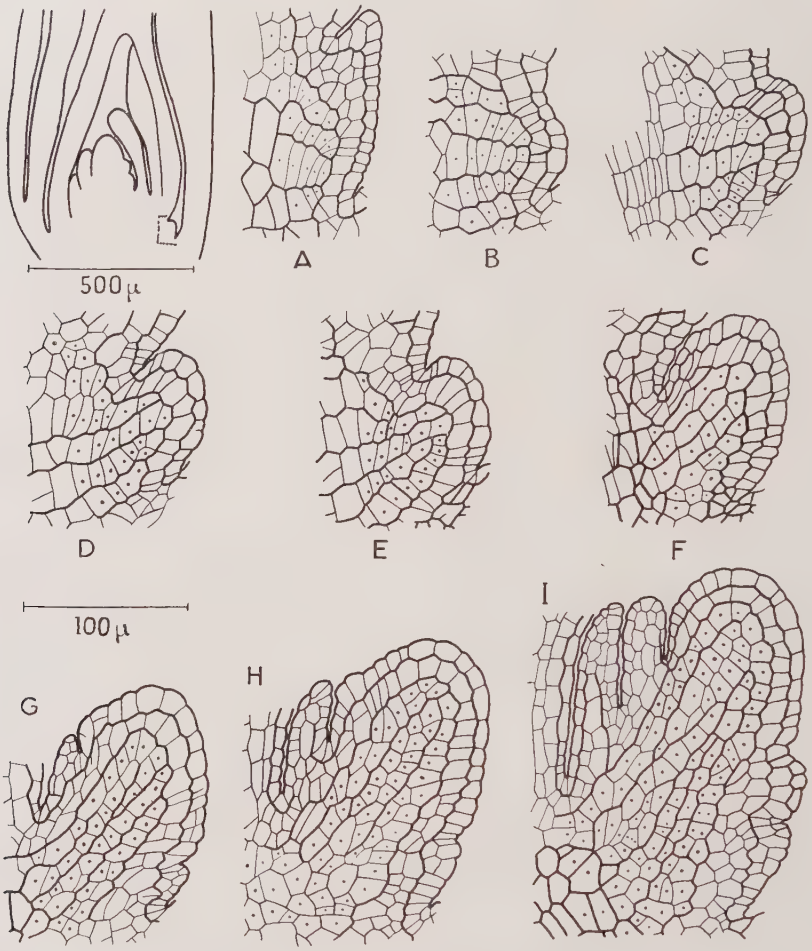


Fig. 148. — Initiation d'un bourgeon axillaire normal aux dépens de la deuxième assise sous l'épiderme : cas d'une graminée. [D'après Sharman (156).]

cotylaires seraient même sous-épidermiques (*Euphorbia* : Rauh, 1938).

Si les bourgeons sur racines ou sur hypocotyles se forment normalement sur des plantes intactes malgré une inhibition partielle (12, 23, 95, 103, 142, 164, 177), il n'en est pas de même pour ceux qui se différencient sur

(*) D'après Rauh (142), les bourgeons radiculaires de *L. vulgaris* appartiennent à ce type alors que Beijerinck (12) les considère comme entièrement exogènes. Nos observations sont en accord avec celles de ce dernier auteur. Elles seront publiées dans un autre mémoire.

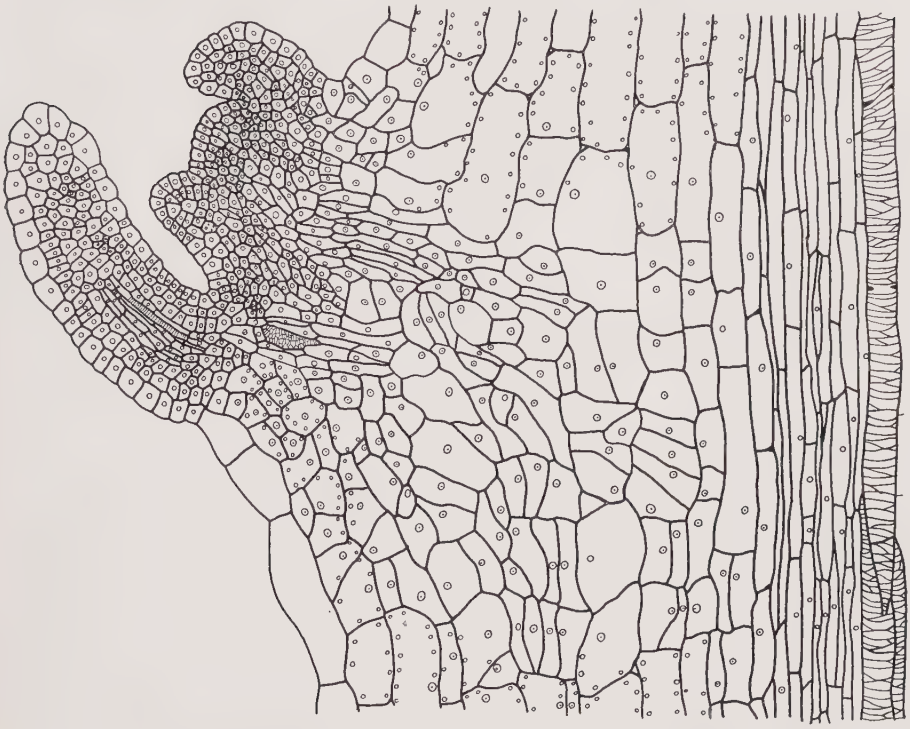


Fig. 149. — Bourgeon épidermique sur un hypocotyle de Lin. [D'après Crooks (57).]

l'épicotyle ou sur les feuilles. En général, ces organes doivent être entièrement isolés pour bouturage (15, 68, 84, 86, 104, 112, 140, 141), car les méristèmes normaux en croissance empêchent toute organogenèse à leur niveau (28, 76, 77, 20). C'est ainsi que Gœbel (77) a pu faire naître des bourgeons au point de jonction limbe-pétiole, sur des feuilles de *Begonia Rex* restées unies à une plante, en enlevant les méristèmes apicaux et latéraux ou en empêchant leur développement par plâtrage (fig. 152). Cependant le nombre de ces bourgeons est beaucoup moins grand que sur des boutures de feuilles détachées ou de fragments de ces limbes (Prévot, 140). Soulignons aussi que, sur les *Begonia* de Gœbel, les néoformations

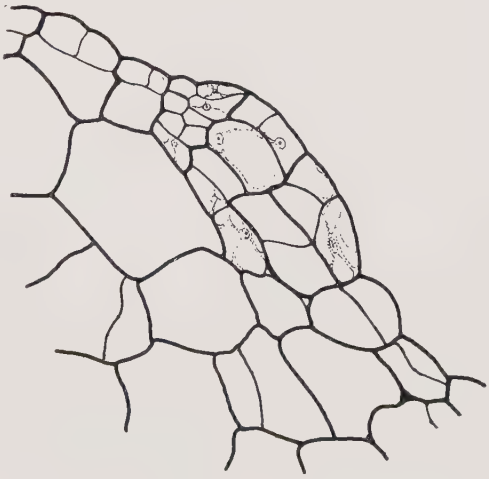


Fig. 150. — Très jeune bourgeon épidermique sur une feuille isolée de *Begonia Rex*. [D'après une photographie de Prévot (140).]

apparaissent très loin de l'aisselle ; donc que ce comportement est très différent de celui des Linaires.

En effet, les Linaires non seulement possèdent des bourgeons radiculaires et hypocotylaires qui croissent vigoureusement sans amputation des parties aériennes, mais elles montrent des axillaires épidermiques différenciés en présence du méristème apical. Toutefois, ces derniers sont très précocement inhibés et restent invisibles morphologiquement. Ils croissent au contraire si les tiges sont décapitées.

La dominance apicale se manifeste ainsi très différemment au-dessus et au-dessous des cotylédons, comme si, en ce point, une barrière faisait disparaître ou diminuait beaucoup l'influence inhibitrice. Nous reviendrons un peu plus loin sur ce caractère.

De plus, l'épiderme des feuilles, des nœuds, des entre-nœuds possède le pouvoir de se dédifférencier localement, puis d'édifier des points végétatifs de tiges. Nous avons conclu, comme Prévot (140) sur *Begonia*, que toutes les cellules épidermiques ont les mêmes potentialités et peuvent engendrer un bourgeon. Il en est de même pour les cellules superficielles des cals issus des feuilles ou des tiges. Sur ce point, les Linaires sont donc semblables à bien d'autres espèces, puisque ces néoformations n'apparaissent que sur des organes isolés (boutures de feuilles ou d'entre-nœuds), ou après ablation répétée des méristèmes axillaires normaux (boutures de nœuds). L'important est que, même dans ce cas, les bourgeons ne sont pas disséminés au hasard, mais se groupent à l'extrémité distale des feuilles ou des entre-nœuds et près des aisselles sur les nœuds. L'idée que leur localisation est commandée par un ou plusieurs gradients physiologiques (138, 169, 74) s'impose donc. Nous pensons d'ailleurs que c'est dans l'existence de ces gradients que réside surtout l'originalité des Linaires. Admettons, sans préciser leur nature, qu'ils commandent une tendance plus ou moins grande au bourgeonnement. Cette tendance s'oppose normalement aux inhibitions apicales. Aux aisselles, elle est si intense qu'elle résiste victorieusement à ces inhibitions, d'où les différenciations normales en ce point. Elle est au contraire trop faible ailleurs pour se manifester en leur présence. Mais, après isolement des organes, les bourgeons naissent au point où elle reste la plus forte, notamment, sur les boutures de nœuds, aussi près que possible des bourgeons axillaires supprimés.

On envisage ainsi un antagonisme entre deux tendances : une tendance au bourgeonnement épidermique, présente dans toute cellule, mais avec une intensité très variable suivant les cellules (gradients), et une influence inhibitrice, peut-être elle-même inégalement répartie.

Comment ne pas rapprocher cette conception de celle de Skoog (159, 160) : pour cet auteur l'apparition de bourgeons (toujours d'origine superficielle) sur des cultures de moelle de tabac dépend d'un antagonisme entre auxine (inhibiteur) et adénine ou kinétine (stimulateurs). Il suffirait de penser que, sur les Linaires, les cellules des aisselles, des hypocotyles ou des racines sont particulièrement riches en stimulateurs ou que les inhibiteurs

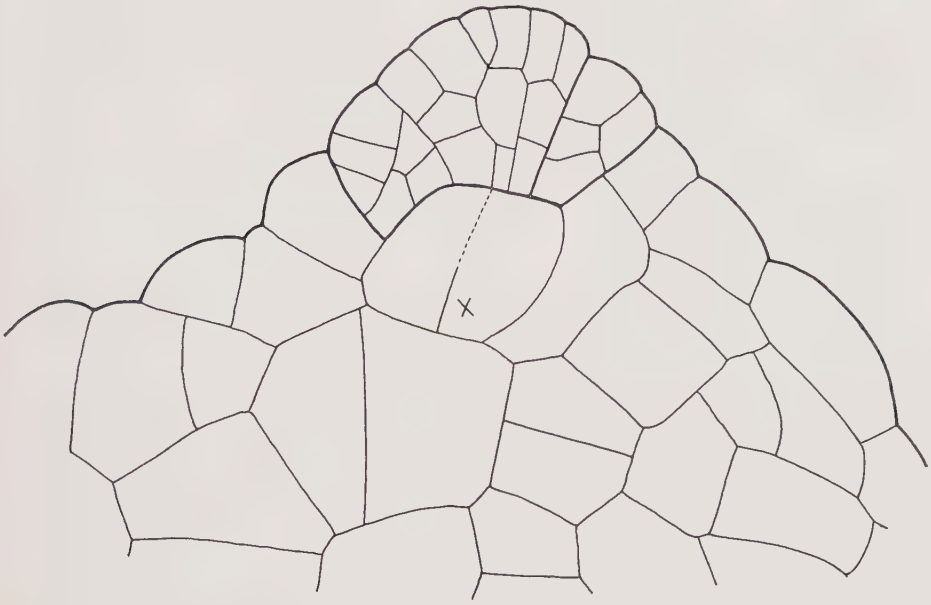


Fig. 151. — Bourgeon épidermique sur un cal de peuplier. [D'après Simon (158).]

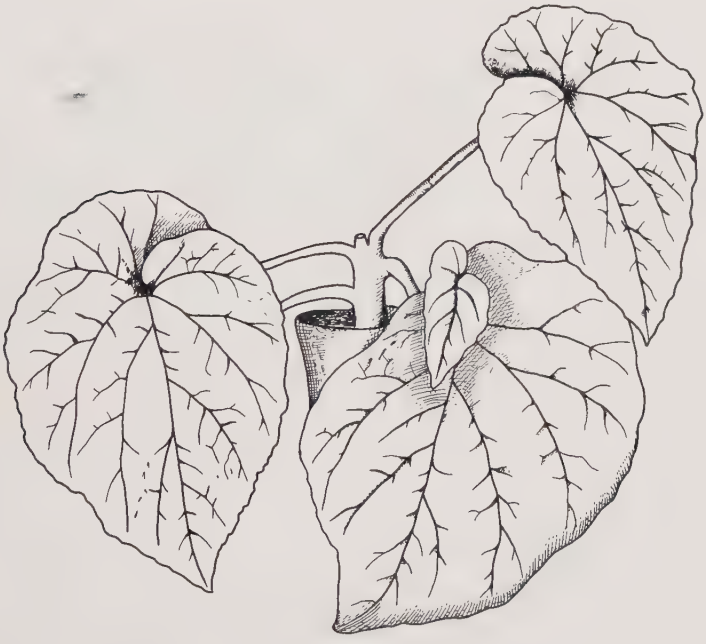


Fig. 152. — Développement d'un bourgeon adventif au point de jonction limbe-pétiole sur un jeune *Begonia* décapité et privé de ses méristèmes axillaires. [D'après Gœbel (77).]

y pénètrent moins facilement pour rendre compte de leur comportement particulier.

Un fait peut d'ailleurs être cité à l'appui de cette hypothèse de travail, mais il montrera aussi que le schéma précédent est beaucoup trop simpliste : l'adénine à la concentration de 0,1 mg par litre stimule fortement l'intensité de la caulogenèse sur les boutures de feuilles de *L. vulgaris* (Pl. XXXVII, fig. 153 A et B), mais sans modifier la répartition des bourgeons près de l'extrémité du pétiole ou sur la base des racines. Il semble qu'à la place de tiges isolées on assiste à la néoformation de bouquets de tiges comme si les cellules initiales isolées s'étaient divisées plus activement et comme si chaque méristème formé s'était fragmenté en apex distincts. Tout se passe donc comme si l'adénine avait stimulé la réaction de cellules déjà prédestinées à engendrer des bourgeons. Elle ne semble pas en « déterminer » de nouvelles. La potentialité devrait être présente au préalable pour que la stimulation chimique se produise. D'ailleurs, des essais analogues réalisés avec le cotylédon de *Bidens pilosus* ont toujours été négatifs. Or ces cotylédons, s'ils s'enracinent très facilement, ne forment jamais un seul bourgeon même après plusieurs mois quel que soit le mode de culture. Il est donc certain que nous ignorons encore la nature des facteurs qui commandent la néoformation des bourgeons (voir Prévot, 140).

Mais les Linaires sont susceptibles de fournir un matériel de choix pour faire progresser nos connaissances dans ce domaine.

Les observations relatées dans ce mémoire apportent d'autres contributions aux problèmes de la différenciation et de la morphogenèse :

1° Il n'est plus possible de conclure comme Prévot (140), après son étude des néoformations sur la feuille de *Begonia Rex*, que les cellules de l'épiderme sont les seules à posséder, héréditairement, les potentialités nécessaires pour donner naissance à des méristèmes de tige. Nous avons montré, en effet, qu'aux aisselles l'épiderme n'est pas toujours seul à participer à leur édification. Chez *L. striata* et *L. dalmatica*, l'assise sous-épidermique est même le centre le plus actif de mitoses et de différenciations. De même, pour Rauh (142), les bourgeons hypocotylaires des Euphorbes sont sous-épidermiques. Bain (5) donne une image très claire d'une telle participation chez *Vaccinium* (fig. 154). Il est donc plus exact de dire que toutes les cellules possèdent les mêmes potentialités, mais que ces potentialités sont masquées plus complètement et plus tôt dans certaines assises. En général, l'épiderme garde le plus longtemps le pouvoir de proliférer et d'organiser des massifs cellulaires différenciés. Mais chez les Linaires, si l'organogenèse débute assez tôt, l'assise sous-épidermique peut jouer un rôle important. Bien plus, il est vraisemblable qu'initialement (dans des tissus cytologiquement plus jeunes, plus proches du méristème apical) les assises profondes ont les potentialités les plus fortes (initiation habituelle des bourgeons normaux (fig. 148). Mais ces potentialités diminueraient très vite avec la différenciation cellulaire; plus vite, en tous

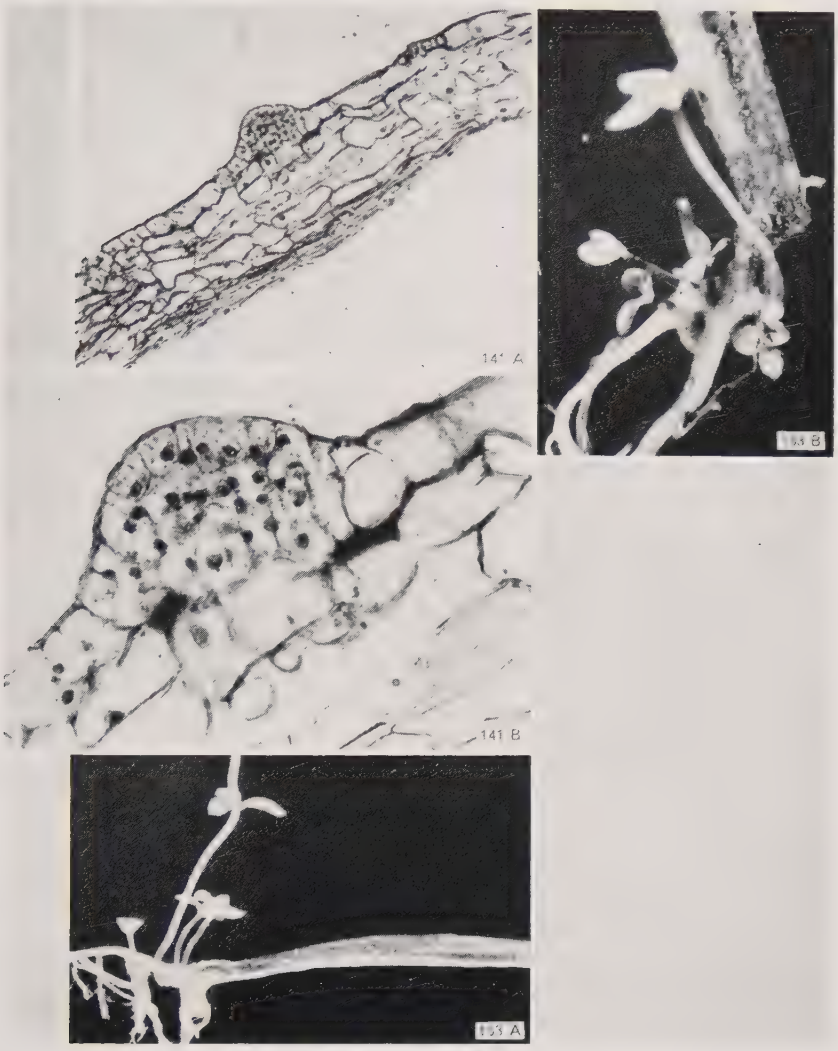


PLANCHE XXXVII.

FIG. 141. — *L. striata* D. C. : bouture d'un nœud d'épicotyle. On observe un autre exemple de bourgeon épidermique extra-axillaire, un peu plus différencié que celui de la figure 140.
A : vue d'ensemble (seule l'écorce de la tige a été fixée) ;
B : détail du bourgeon.

FIG. 153. — Boutures de feuilles de *L. vulgaris* traitées par l'adénine (0,1 mg/l). Par comparaison avec les figures 124, 125 et 126, on notera la nette stimulation du bourgeonnement et la tendance des jeunes tiges à être groupées en bouquets.

cas, que celles de l'épiderme, si bien que, lorsque les conditions nécessaires à l'initiation d'un bourgeon apparaissent tardivement, c'est l'épiderme, et l'épiderme seul, qui réagit. Il est d'ailleurs certain que, cytologiquement, l'épiderme est l'assise qui conserve le plus longtemps une certaine dédif-

férenciation (Buvat, 24, 25). Cette explication peut également s'appliquer aux divers modes d'initiation de bourgeons sur les racines (12, 137), mais nous reconnaissons qu'elle rend moins bien compte de l'apparition des bourgeons superficiels sur les cals (158) : elle oblige à supposer que, parmi des cellules peu différenciées et de même origine, celles qui sont directement en contact avec le milieu ambiant conservent plus longtemps des propriétés particulières, fait qui devra être contrôlé tant sur le plan cytologique que sur le plan physiologique.

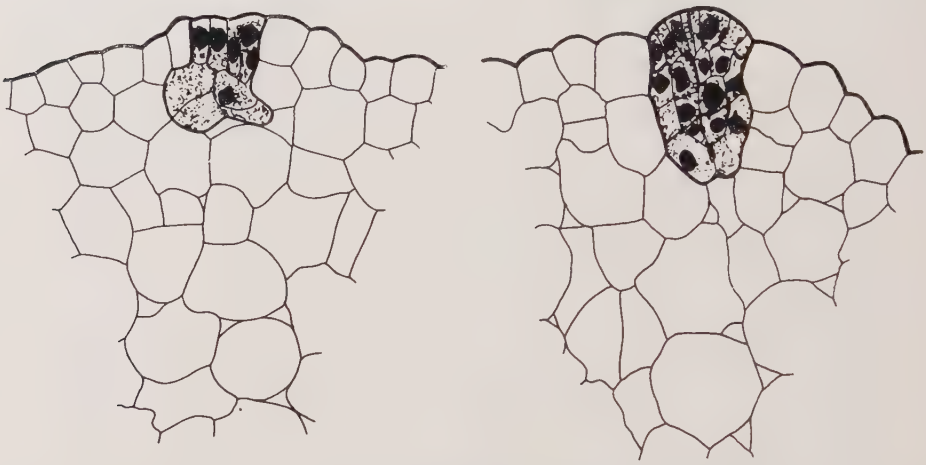


Fig. 154. — Participation de l'assise sous-épidermique à l'édification d'un bourgeon adventif chez un *Vaccinium*. [D'après Bain (5).]

2° Si on considère l'ensemble du genre *Linaria*, on assiste à l'apparition progressive des potentialités spéciales de l'épiderme. Il est indéniable que, par leurs caractères morphologiques et floraux, les *Chænorrhinum* sont intermédiaires entre les *Antirrhinum* et les *Linariastrum*. Or, nous avons montré que les bourgeons surnuméraires des *Chænorrhinum* ont une origine d'autant plus superficielle qu'ils sont d'ordre plus élevé. Autrement dit, plus l'initiation d'un bourgeon est tardive, plus elle est superficielle. Il suffit de penser que les *Linariastrum* ont perdu le pouvoir de faire des bourgeons, précocement, près du méristème apical, pour comprendre pourquoi on observe, si souvent, des axillaires épidermiques. La potentialité et le gradient avec maximum aux aisselles existaient déjà. Ils n'avaient plus qu'à s'extérioriser.

Nous pouvons aussi présenter les mêmes faits sous une forme un peu différente : les discussions précédentes ont mis en lumière un lien indirect mais important entre les aisselles vides et les bourgeons épidermiques qui s'y localisent. Il est bien évident que leur initiation tardive leur interdirait d'être axillaires si la place était déjà occupée par une ébauche normale. Ils ne pourraient, dans ce cas, qu'être surnuméraires et nous retrouverions le type *Chænorrhinum*. Ne le reproduisons-nous pas, d'ailleurs, sur les bou-

tures de nœuds lorsque nous supprimons l'axillaire préformé pour permettre le développement de nouvelles ébauches qui sont toujours d'origine épidermique ? Or, ce bourgeon détruit peut, lui, n'être pas épidermique (*L. striata*). Il est, au contraire, fréquemment sous-épidermique comme le surnuméraire d'ordre 1 de *Chænorrhinum*. Il est donc normal que les bourgeons suivants naissent de l'épiderme comme les ébauches surnuméraires d'ordre 2 de *L. littoralis*.

Des recherches en cours montrent qu'il en est tout autrement que dans

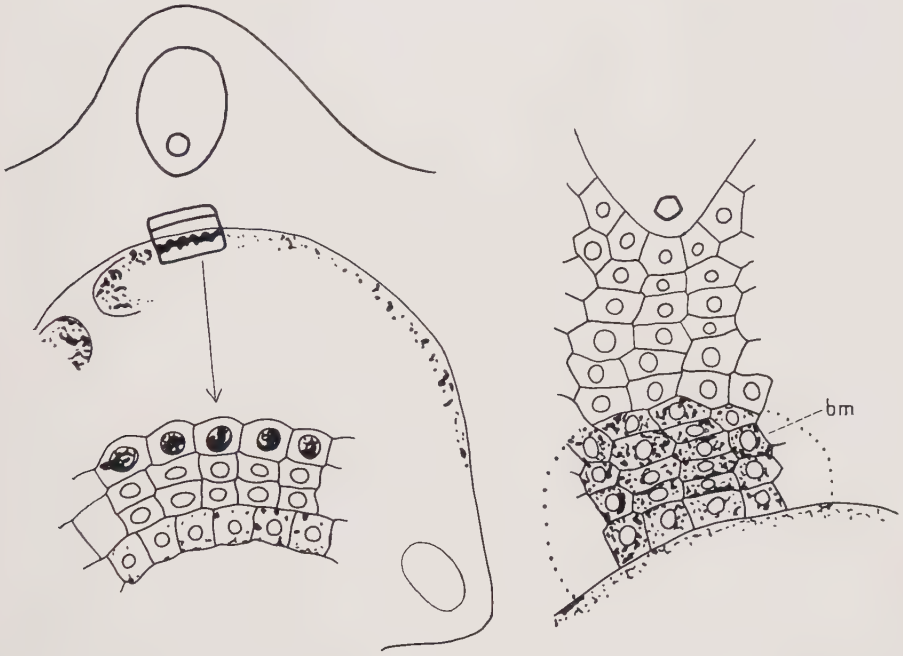


FIG. 155. — Participation de l'épiderme (*bm*) à l'édification des bourgeons axillaires normaux chez *Heracleum sphondylium*. [D'après MAJUNDAR et DATTA (122).]

d'autres sous-genres de Linaires : sur les *Cymbalaria*, par exemple, les bourgeons surnuméraires de quatrième ou cinquième ordre s'initient toujours dans la deuxième assise sous l'épiderme. A cet égard, l'étude des *Antirrhinum*, des *Elatinoides* sera d'un réel intérêt. Mais il semble que, dès maintenant, nous pressentions les évolutions responsables des particularités des *Linariastrum* : existence du pouvoir de bourgeonnement épidermique sur les hypocotyles et les organes isolés ; existence de ce pouvoir aux aisselles avec ou sans ablation du sommet ; disparition du pouvoir d'engendrer des bourgeons précoces, normaux, par isolement d'une portion non encore différenciée du méristème apical. Cette disparition n'est d'ailleurs pas définitive, puisque, avant de fleurir chaque sommet, est capable d'engendrer quelques bourgeons normaux. Elle est bien plutôt masquée, comme sont masquées les potentialités des assises profondes lors de l'initia-

tion des bourgeons surnuméraires d'ordre croissant chez un *Chænorrhinum*.

Ces trois facteurs ne sont peut-être pas d'égale importance : rappelons que, sur *Heracleum* (121, 122), les axillaires apparaissent très tardivement et que l'épiderme semble alors participer à leur édification. Il est regrettable que les illustrations et descriptions des auteurs soient trop peu précises pour permettre une conclusion définitive (fig. 155). Mais un autre fait montre que, si la présence d'aisselles vides est une condition nécessaire du bourgeonnement axillaire épidermique, elle n'est pas une condition suffisante : nous avons en effet cherché, bien longtemps, à obtenir la dédifférenciation des aisselles vides de *Stellaria media* (9, 47). Les nœuds isolés se bouturent très facilement. Nous supprimons sur chaque bouture la feuille correspondant au bourgeon existant et ce bourgeon lui-même, et ceci de telle sorte qu'aucune régénération ne soit possible en ce point. Malgré cela, nous n'avons jamais obtenu de bourgeonnement ni à l'aisselle vide de la feuille restante, ni en aucun autre point des boutures. Celles-ci restent cependant en parfaite santé pendant plusieurs mois et forment un système radiculaire considérable. Il semble que ce soit l'aptitude au bourgeonnement épidermique qui manque. Ce résultat négatif est trop isolé pour être important. Il devra être complété par des essais analogues réalisés avec des espèces à aisselles vides possédant ou non le pouvoir de bourgeonnement épidermique.

Les mémoires d'Holthusen, de Rauh ou de Beijerinck seront précieux pour le choix de ces formes.

Nous nous croyons cependant autorisée à conclure que la place très particulière prise par les Linaires parmi les plantes à bourgeons épidermiques vient de ce que, par hasard peut-être, des conditions très particulières et cependant nécessaires se sont trouvées réalisées conjointement : présence d'aisselles vides, possibilité d'un bourgeonnement épidermique en tout point du système aérien, gradient de régénération maximum sur la tige, très près de son point de jonction avec le pétiole foliaire. Il est possible qu'au cours de l'évolution des végétaux supérieurs une telle coïncidence ne se soit pas reproduite très souvent.

Les Linaires sont donc à la fois les plus spéciales des plantes à rameaux hypocotylaires, les plus curieuses des plantes à aisselles vides, les plus complexes des plantes à bourgeons épidermiques. Il est évident que cette originalité permet de les considérer comme des phanérogames ayant suivi, ou en train de suivre, une évolution très spéciale dont nos recherches sont loin d'avoir révélé tout l'intérêt et toute la portée.

RÉSUMÉ ET CONCLUSION

A. *Les* Linariastrum *se caractérisent tous, à première vue, par la présence constante de rameaux hypocotylaires. Mais leur étude morphologique comparée permet de définir une série de types reliés les uns aux autres par des transitions multiples.*

1° Les plus simples (*L. hirta*), très proches des *Chænorrhinum*, et par suite des *Antirrhinum*, ont un épicotyle dominant. Leurs feuilles sont semblables sur cet épicotyle et sur les rameaux hypocotylaires. Mais alors que sur la tigelle les feuilles sont opposées décussées, les pousses nées de l'hypocotyle ont au moins trois hélices foliaires. Ce caractère sépare ces *Linariastrum* des Antirrhinées les plus voisines.

2° D'autres espèces possèdent des rameaux hypocotylaires aussi développés que l'épicotyle, capables de fleurir et de fructifier en même temps que lui. La forme des limbes est semblable partout, mais la phyllotaxie permet de séparer les formes voisines de *L. triphylla* et celles voisines de *L. supina* : les premières portent des feuilles larges, opposées décussées sur l'épicotyle, verticillées par trois sur les pousses de l'hypocotyle. Les secondes ont des feuilles longues et étroites, verticillées par trois à cinq sur tous les rameaux.

3° Sur un autre groupe d'espèces, l'épicotyle est plus ou moins précocement inhibé par des rameaux hypocotylaires. Il reste rampant et se dessèche avant la floraison. Il porte des feuilles larges et courtes, opposées décussées, alors que trois à six hélices foliaires sont de règle sur les tiges nées de l'hypocotyle.

a. Ces pousses peuvent être toutes semblables. Dans ce cas, elles sont dressées, ont des feuilles longues et étroites et sont florifères (*L. bipartita*).

b. Elles peuvent être de deux types :

— rampantes, non florifères, pourvues de feuilles identiques à celles de l'épicotyle, mais verticillées par trois ou quatre ;

— dressées, florifères et en tout point comparables aux rameaux hypocotylaires de *L. bipartita* (*L. striata*, *L. chalepensis*).

Le fait, pour une espèce, d'être annuelle ou vivace est sans grande influence sur ses caractères morphologiques : les rameaux radiculaires qui se développent alors sont identiques aux hypocotylaires florifères.

On observe donc une évolution progressive tendant à la spécialisation des pousses et à la dominance des rameaux adventifs qui assurent seuls la reproduction des espèces.

B. *Ces caractères morphologiques peuvent être modifiés par l'expérimentation* et notamment par les pratiques capables d'influencer la vigueur de l'ensemble des plantes (repiquage dans un milieu très favorable ou très pauvre, cultures sous des lumières d'intensité variable) ou de rameaux isolés (ablations d'organes dominants, boutures d'organes dominés).

1° Le faible développement d'une pousse (bourgeons hypocotylaires de *L. hirta* ou de *Chænorrhinum*, épicotyles de *L. bipartita* ou de *L. chalepensis*) provient toujours d'une inhibition exercée sur elle par les rameaux vigoureux dominants. Si on supprime ces derniers ou si on augmente suffisamment la vigueur d'ensemble de la plante pour affaiblir les corrélations (repiquage dans un milieu favorable), on provoque la survie et la croissance normale des organes inhibés.

2° L'intensité de la dominance n'est pas la même sur toutes les espèces. Dans le groupe des Linaires possédant un épicotyle condamné à rester végétatif et à mourir précocement, elle est maximale chez *L. chalepensis* (espèce très spécialisée morphologiquement), minimale chez *L. bipartita* et *L. striata*, intermédiaire chez *L. reticulata*. Sur la première espèce seul un isolement assez précoce de la tigelle conduit à un résultat positif.

3° Lorsqu'un épicotyle, habituellement inhibé, devient capable de fleurir, on assiste souvent à une évolution de certains de ses caractères morphologiques qui semblent ainsi liés au nouvel état physiologique : son port reste dressé, le nombre de ses hélices foliaires augmente, les limbes primitivement courts et larges deviennent longs et étroits.

4° Cependant seule cette dernière modification est réellement couplée à la floraison. Les deux autres sont seulement des manifestations de la vigueur accrue provenant de la disparition ou de la diminution des corrélations d'inhibition : en effet, les tigelles de *L. chalepensis* conservent des feuilles opposées décussées et restent rampantes même lorsqu'on les oblige à fleurir. De plus, toutes les boutures d'épicotyles maintenues dans un milieu pauvre (sable) fleurissent sans modifier autre chose que la forme de leurs limbes.

5° Une preuve plus décisive du lien entre phyllotaxie et vigueur est fournie par des cultures en chambres conditionnées où seule varie l'intensité lumineuse : sous 4 500 à 6 000 lux de nombreuses pousses à feuilles normalement opposées décussées portent des verticilles de trois à cinq feuilles. Sous 1 300 lux, au contraire, des pousses possédant habituellement quatre à cinq hélices foliaires n'en montrent plus que deux ou trois. Ce résultat est particulièrement important pour comprendre la morphologie d'espèces comme *L. supina* : les limbes, sur leurs épicotyles, peuvent devenir opposés décussés ; sur les tiges hypocotylaires ils sont très souvent répartis sur trois hélices foliaires. L'analogie avec *L. triphylla* est ainsi soulignée. Les différences, si frappantes lorsqu'on observe ces espèces dans

la nature, s'expliquent donc par une très grande différence du « seuil de vigueur » nécessaire à la multiplication des hélices foliaires.

6° Dans leur ensemble, les résultats de l'expérimentation prouvent l'existence d'une profonde unité dans le sous-genre *Linariastrum*. Seules des différences quantitatives séparent les diverses espèces étudiées.

C. *L'étude anatomique comparée des mêmes espèces donne des preuves beaucoup plus originales encore de l'unité du sous-genre, sans qu'il soit, cette fois, nécessaire d'avoir recours à l'expérimentation.* Les Linaires accumulent, en effet, les particularités structurales sans que l'on puisse, pour l'instant, savoir si elles sont en corrélation avec les tendances morphologiques spéciales définies ci-dessus. Elles sont, en général, communes aux épicotyles et aux rameaux hypocotylaires.

1° Avant l'apparition des premières fleurs, l'apex de nombreuses pousses est presque entièrement constitué de cellules participant à l'initiation des feuilles (apex « à prédominance foliaire ». Il n'est pas structuré et est comparable aux points végétatifs de très jeunes plantules en germination. Mais, alors que, sur ces dernières, cet état est très fugace, il est parfaitement stable chez les Linaires.

2° A l'aisselle de nombreuses feuilles adultes, sur toutes les espèces, il n'y a aucune cellule méristématique, mais un collenchyme plus ou moins différencié. Aucune autre angiosperme ne possède « d'aisselles vides » aussi bien caractérisées. De nombreuses variantes dans le détail des structures ont pu être décrites dont certaines montrent que des mitoses ont eu préalablement lieu au point de jonction de la tige et de la feuille dans les assises épidermiques ou sous-épidermiques. Mais toutes les cellules ont subi ensuite la même différenciation très poussée.

3° On observe, mêlés à ces aisselles vides, de nombreux bourgeons axillaires épidermiques répartis sans ordre. Ils sont en général très petits et ont été initiés par une ou deux cellules de la tige au voisinage immédiat de l'aisselle. Parfois l'assise sous-épidermique participe à l'organogenèse. L'origine et l'évolution des ébauches épidermiques sont identiques à celles des bourgeons hypocotylaires que nous avons également étudiés. Mais, alors que ces derniers ont été décrits par d'autres auteurs sur de nombreuses plantes, aucun autre exemple de bourgeonnement épidermique axillaire n'a été observé à ce jour.

4° Sur les espèces pluri-annuelles (*L. dalmatica*, *L. striata*), outre des aisselles vides et de rares bourgeons épidermiques, existent de nombreuses ébauches d'origine sous-épidermique, précocement arrêtées dans leur développement. Elles semblent également particulières aux Linaires.

5° Peu avant la naissance de la première fleur quelques bourgeons axillaires normaux (prenant naissance dans la deuxième assise sous l'épi-

derme) apparaissent. Leur initiation est banale et a lieu très près du méristème apical, alors que les cloisonnements épidermiques mentionnés ci-dessus sont beaucoup plus tardifs. Aucune forme intermédiaire n'existe entre ces deux modes de bourgeonnement.

6° Les premiers stades de formation d'une fleur sont semblables à ceux des bourgeons végétatifs normaux. Mais alors que l'évolution de ces derniers est stoppée très vite par la dominance apicale, celle des fleurs se poursuit à un rythme constant.

7° Une utile comparaison peut être faite avec les *Chænorrhinum*. Non seulement ces derniers ne montrent jamais d'aisselle vide, mais ils possèdent des bourgeons surnuméraires. Or l'origine de ces derniers est d'autant plus superficielle qu'ils sont d'ordre plus élevé. Les axillaires d'ordre trois ou quatre de *Ch. littorale* sont notamment initiés, en grande partie ou en totalité, par l'épiderme.

D. *Les observations précédentes donnent à penser que les* Linariastrum *se caractérisent avant tout par une intense activité épidermique.* Des expériences ont été réalisées pour le prouver.

1° Après suppression des centres inhibiteurs, les aisselles vides peuvent engendrer des bourgeons par dédifférenciation et cloisonnement de cellules épidermiques dont la position correspond exactement à celle des ébauches nées sur les tiges intactes. Comme ces dernières se développent rapidement après ablation des mêmes centres inhibiteurs, on peut considérer aisselles vides et petits bourgeons épidermiques comme des cas limites de dominance apicale. La dominance peut d'ailleurs provenir aussi bien de l'apex de la pousse elle-même que de celle des pousses voisines.

2° Lorsqu'on bouture des limbes ou des entre-nœuds isolés de diverses Linaires, on provoque la différenciation de bourgeons qui sont toujours d'origine épidermique s'ils apparaissent sur les feuilles ou les segments de tige et d'origine superficielle s'ils se développent sur les cals ou les racines adventives. Les *Linariastrum* possèdent un pouvoir de régénération plus élevé que celui des *Chænorrhinum*. Ce pouvoir est bien plus faible encore sur le *Cymbalaria*. Il est nul sur les *Elatinoïdes*.

3° Des boutures de nœuds isolés, sur lesquels on supprime les méristèmes axillaires en croissance, engendrent de nouveaux bourgeons au voisinage immédiat de la section. Par des ablations répétées on obtient des régénérations nettement extra-axillaires, mais toujours localisées au niveau du point d'insertion de la feuille sur la tige. Leur origine est toujours épidermique. C'est seulement lorsque l'épiderme nodal est entièrement détruit que des bourgeons, beaucoup plus rares d'ailleurs, se forment sur les entre-nœuds et les limbes des boutures.

Toutes les cellules épidermiques ont donc les mêmes potentialités, mais des gradients très stricts les localisent aux aisselles ou aux environs immé-

diats de celles-ci. On comprend ainsi pourquoi la position des bourgeons épidermiques est constante sur les pousses intactes ou dans les aisselles vides dont on a provoqué la dédifférenciation.

E. *Cet ensemble de caractères morphologiques, anatomiques et physiologiques permet, après discussion bibliographique, de conclure que :*

1° Les Linaires sont les phanérogames sur lesquelles le bourgeonnement hypocotylaire a pris la plus grande importance.

2° Parmi les plantes à aisselles vides (autres que les Gymnospermes et les formes éricoïdes) étudiées jusqu'à ce jour, elles sont les plus typiques.

3° Elles sont les seules à posséder des bourgeons axillaires superficiels, sans doute parce qu'un système de gradients localise un intense pouvoir de régénération épidermique au niveau d'aisselles vides résultant de l'absence d'initiation de bourgeons normaux dans les points végétatifs.

4° Les groupes d'espèces affines définis grâce à nos observations et expériences concordent bien avec ceux délimités par les Systématiciens (*Chavannes* notamment) d'après des critères différents. Les caractères nouveaux que nous proposons pourront donc être utilisés pour la détermination et la classification des espèces.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

1. Adams (J.). — 1924. Adventitious shoots on hypocotyl of Flax and Tomato (*Bot. Gaz.*, **78**, 461-461).
2. Allen (C.). — 1942. Regeneration, development and genotype (*Amer. Naturalist.*, **76**, 225-238).
3. Allsoop (A.). — 1954. Juvenile stages of plants and the nutritional status of the shoot apex (*Nature*, **173**, 1032-1035).
4. Ashby (E.). — 1949. De la forme des feuilles et de leur rapport avec l'âge physiologique des plantes (*Endeavour*, **8**, 18).
5. Bain (H.). — 1940. Origin of adventitious shoots in Cranberry seedlings (*Bot. Gaz.*, **101**, 872-880).
6. Beals (C. M.). — 1923. An histological study of regenerative phenomena in plants (*Ann. Miss. Bot. Gard.*, **10**, 369-384).
7. Beals (C. M.). — 1937. Bud development in *Lilium Harrisii* following treatment with indolyle-acetic acid (*Proc. nat. Acad. Sc.*, U. S. A., **23**, 304-306).
8. Bergdolt (E.). — 1932. Morphologische und physiologische Untersuchungen über *Viola* [*Bot. Abhandl.* (Herausgeg. von K. Gœbel), *Heft* **20**, Iéna].
9. Berthier (J.). — 1957. Recherches morphologiques sur la ramification de quelques Caryophyllacées (*D. E. S., Fac. des Sc.*, Clermont, 84 p.).
10. Berthold (G.). — 1898. *Untersuchungen zur Physiologie der Pflanzlichen Organization*, Teil I, Leipzig).
11. Berton (M.). — 1960. Recherches sur la phyllotaxie et le sommet végétatif des Linaires du groupe morphologique de *Linaria supina* (*D. E. S., Fac. des Sc.*, Clermont, 45 p.).
12. Beijerinck (M. W.). — 1887. Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln (*Verhand. K. Akad. Wetensch.*, Amsterdam, **25**, 1-146).
13. Boissier (E.). — 1959. *Flora orientalis*, vol. 4, Lyon).
14. Borrel (M. L.). — 1959. Étude phyllotaxique de quelques espèces appartenant au genre *Lycopodium* (*D. E. S., Fac. des Sc.*, Clermont, 52 p.).
15. Bouillenne (R.) et Prévost (P.). — (1934). Recherches expérimentales sur les phénomènes de néoformation chez *Begonia Rex* Putz (*Bull. Acad. Roy. Belg. Cl. Sc.*, **20**, 584-609 et 723-737).
16. Braun (A.). — 1870. Ueber hypokotyle Knospen (*Bot. Ztg.*, **28**, 438-439).
17. Bugnon (F.). — 1953. Recherches sur la ramification des Ampélidacées (*Publ. Univ.*, Dijon, 1 vol., **11**, Presses Univ. France).
18. Bugnon (P. et F.). — 1951. Feuilles juvéniles et pousses multinodales chez le Pin maritime (*Bull. Soc. Hist. Nat.*, Toulouse, **86**, 18).
19. Bünning (E.). — 1952. Morphogenesis in plants (*Survey of Biol. Progress*, **2**, 105-140).
20. Bünning (E.). — 1953. *Entwicklungs und Bewegungsphysiologie der Pflanzen*, 3. Aufl., 1 vol., Springer, Heidelberg).
21. Bünning (E.). — 1956. General process of differentiation (*The growth of leaves*, Butterworths Sc. Publ., 18-30).
22. Burns (G. P.). — 1900. Beiträge zur Kenntnis der Stylidiaceen (*Flora*, **87**, 313-354).
23. Burns (G. P.) et Hedden (M. F.). — 1906. Conditions influencing regeneration on the hypocotyl (*Beih. Bot. Centralbl.*, **19**, 383-392).
24. Buvat (R.). — 1944 et 1945. Recherches sur la dédifférenciation des cellules végétales I et II (*Ann. Sc. Nat.*, **5**, 1-130 et **6**, 1-117).

25. Buvat (R.). — 1950. La dédifférenciation des cellules végétales (*Ann. Biol.*, **26**, 399-412).
26. Buvat (R.). — 1952. Structure, évolution et fonctionnement du méristème apical de quelques Dicotylédones (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, **13**, 199-300).
27. Buvat (R.). — 1955. Le méristème apical de la tige (*Ann. Biol.*, **31**, 595-656).
28. Callum (W. B. Mac). — 1905. Regeneration in plants, I et II (*Bot. Gaz.*, **40**, 97 et 241).
29. Camefort (H.). — 1956. Étude de la structure du point végétatif et des variations phyllotaxiques chez quelques Gymnospermes (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, **17**, 1-185).
30. Carton (A.). — 1948 *a*. Études phyllotaxiques de quelques espèces de *Linum* (*Rev. Gen. Bot.*, **55**, 138-168).
31. Caspary (R.). — 1859. *Aldrovanda vesiculosa Monti* (*Bot. Ztg.*, **17**, 117).
32. Champagnat (M.). — 1950-1951. Hétérophyllie, phyllotaxie et floraison chez le *Linaria striata* D. C. (*Mém. Soc. Bot. France*, 116-121).
33. Champagnat (M.). — 1951. Origine et développement des bourgeons hypocotylaires chez *Linaria triphylla* L. (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, **12**, 121-130).
34. Champagnat (M.). — 1952. Diversité et spécialisation des pousses chez les Linaires (*Mém. Soc. Bot. France*, 166-170).
35. Champagnat (M.). — 1952. Remarques caryologiques et génétiques sur quelques *Chænorrhinum* du groupe *minus* (*Bull. Soc. Bot. France*, **99**, 301-304).
36. Champagnat (M.). — 1953. Sur un type de méristème apical à prédominance foliaire : le point végétatif des rameaux non florifères de *Linaria chalepensis* Mill. (*C. R. Acad. Sc.*, **236**, 963-966).
37. Champagnat (M.). — 1954. Ontogénie des bourgeons axillaires surnuméraires chez *Chænorrhinum minus* (L.) Lange (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, **15**, 21-27).
38. Champagnat (M.). — 1954. Étude comparée des premiers stades du développement des méristèmes axillaires, végétatifs et floraux chez les *Chænorhinum* (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, **15**, 111-115).
39. Champagnat (M.). — 1954. Pélorie et auto-stérilité dans une souche de *Linaria reflexa* Desf. (*Le Monde des Plantes*, n^{os} 303-314, p. 11).
40. Champagnat (M.). — 1955. Origine épidermique des bourgeons axillaires sur l'épicotyle de *Linaria chalepensis* Mill. (*C. R. Acad. Sc.*, **240**, 1264-1266).
41. Champagnat (M.). — 1956. Influence de l'intensité lumineuse sur la phyllotaxie des épicotyles de quelques espèces de Linaires (*C. R. Acad. Sc.*, **242**, 2979-2981).
42. Champagnat (M.). — 1957. Influence de l'intensité lumineuse sur la phyllotaxie des rameaux hypocotylaires de quelques espèces de Linaires (*C. R. Acad. Sc.*, **245**, 343-345).
43. Champagnat (M.). — 1958. Particularités du bourgeonnement axillaire chez les Linaires (*C. R. Acad. Sc.*, **246**, 153-156).
44. Champagnat (M.). — 1958. Analyse expérimentale des caractères morphologiques de quelques Linaires (*C. R. Acad. Sc.*, **247**, 1642-1645).
45. Champagnat (M.). — 1959. Existence et signification de cloisonnements épidermiques extra-axillaires chez quelques linaires (*C. R. Acad. Sc.*, **248**, 1206-1208).
46. Champagnat (M.) et Laurent (E.). — 1956. Recherches morphologiques sur la ramification de *Mirabilis jalapa* L. (*Rev. Gen. Bot.*, **63**, 181-193).
47. Champagnat (M.) et Berthier (J.). — 1957. Remarques sur l'absence de bourgeons axillaires chez les Angiospermes (*Bull. Soc. Bot. France*, **104**, 451-456).
48. Champagnat (P.). — 1949. Ramification à régime rythmique et anisophyllie chez lez végétaux supérieurs (*Lilloa*, **16**, 161-191).
49. Champagnat (P.). — 1954. Recherches sur les « rameaux anticipés » des végétaux ligneux (*Rev. Cytol. et Biol. végét.*, **15**, 1-51).
50. Champagnat (P.). — Différenciation, formation des racines et des bourgeons (*Encycloped. of Plant Physiol.*, vol. **14**, 839-871). *Sous presse.*
51. Champagnat (P.). — Dominance apicale. Tropismes. Épinastie (*Encycloped. of Plant Physiol.*, vol. **14**, 872-908). *Sous presse.*

52. Chavannes (E.). — 1833. *Monographie des Antirrhinées*, 1 vol., 190 p., Paris, Lausanne.
53. Chouard (P.). — 1934. La multiplication végétative et le bourgeonnement chez les plantes vasculaires (*Actualités Sc. et Indust.*, Hermann, Paris).
54. Chouard (P.). — 1937. Le méristème des pousses végétatives de quelques monocotylédones (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, série 10, **19**, 83-92).
55. Chouard (P.). — 1949. Pourquoi fleurissent les plantes (*Conf. Palais de la Découverte*, Paris).
56. Clos (D.). — 1856. Discussion d'un principe d'organographie végétale concernant les bourgeons (*Bull. Soc. Bot. France*, **3**, 4-10).
57. Crooks (O.). — 1933. Histological and regenerative studies on the Flax seedling (*Bot. Gaz.*, **95**, 209-239).
58. Cutter (E. G.). — 1955. Experimental and analytical studies of Pteridophytes. XXIX. The effect of progressive starvation of the growth and organization of the shoot apex of *Dryopteris aristata* Druce (*Ann. Bot. N. S.*, **13**, 485-489).
59. Deschatres (R.). — 1954. Recherches sur la phyllotaxie du genre *Sedum* (*Rev. Gen. Bot.*, **61**, 501-570).
60. Dilleman (G.). — 1949. Hybrides réciproques des *Linaria vulgaris* Mill. et *L. striata* et identification expérimentale de l'hybride (*Bull. Soc. Bot. France*, **96**, 171-172 et **96**, 48-49).
61. Dillemann (G.). — 1953. Remarques sur la descendance spontanée des hybrides formés par les *Linaria vulgaris* et *L. striata* D. C. (*Bull. Soc. Bot. France*, **100**, 168-172. Voir aussi *Phyton*, **3**, 35-45, 1953.)
62. Dore (J.). — 1955. Studies in the regeneration of horse-radish. A reexamination of the morphology and anatomy (*Ann. Bot. N. S.*, **19**, 127-137).
63. Eames (A. J.) et McDaniels (L. H.). — 1947. *An introduction to plant anatomy*, 1 vol., 2e édit., McGraw Hill Book Cie.
64. Eggers (V.). — 1941. Regeneration in flax (*Thesis Univ. Chicago*).
65. Emery (A. E. H.). — 1955. The formation of buds on the roots of *Chamænerion angustifolium* (L.) Scop. (*Phytomorphology*, **5**, 139-145).
66. Esau (K.). — 1953. *Plant anatomy*, 1 vol., John Wiley and Sons Inc., New-York.
67. Favard (A.). — 1953. Étude histologique de la formation du point végétatif dans le bourgeonnement des pétioles de *Drosera rotundifolia* L. (*C. R. Acad. Sc.*, **237**, 1753-1755).
68. Figdor (W.). — 1918. Zur Kenntnis des Regenerationsvermögens von *Crassula multicava* Lem. (*Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.*, **36**, 241).
69. Foster (A. S.). — 1934. The use of tannic acid and iron chloride for staining cell walls in meristematic tissues (*Stain Techn.*, **9**, 91-92).
70. Foster (A. S.) et Barkley (F. A.). — 1933. Organization and development of foliar organs in *Pæonia officinalis* (*Amer. J. Bot.*, **20**, 565-585).
71. Fournier (P.). — 1940. *Les Quatre Flores de France*, 1 vol.
72. Garrison (R.). — 1949. Origin and development of axillary buds : *Syringa vulgaris* L. (*Amer. J. Bot.*, **36**, 205-213).
73. Garrison (R.). — 1949. Origin and development of axillary buds : *Betula papyrifera* Marsch. and *Euptelea polyandra* Sieb. et Zucc. (*Amer. J. Bot.*, **36**, 379-389).
74. Gautheret (R. J.). — 1959. *La culture des tissus végétaux*, 1 vol., 836 p., Masson et Cie, Paris.
75. Gifford Jr (E. M.). — 1951. Ontogeny of the vegetative axillary buds in *Drimys Winteri* var. *Chilensis* (*Amer. J. Bot.*, **38**, 234-243).
76. Gœbel (K.). — 1902. Über Regeneration in Pflanzenreich (*Biol. Centrabl.*, **22**, 385-397, 417-438, 481-505).
77. Gœbel (K.). — 1905. Allgemeine Regenerations-problem (*Flora*, **94**, 384-411).
78. Gœbel (K.). — 1908. *Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen*, 1 vol., Leipzig u. Berlin.
79. Gœbel (K.). — 1911. Morphologische und biologische Bemerkungen (*Flora*, **103**, 248-262).

80. Gœbel (K.). — 1928. *Organographie der Pflanzen*, Teil I, Allgemeine Organographie, 3 Aufl., Iena.
81. Gouny (M. L.). — 1960. Recherches sur les capsules et les graines de quelques Linaires (*D. E. S., Fac. Sc.*, Clermont, 65 p.).
82. Grangeon (D.). — 1959. Phyllotaxie et constitution du sommet végétatif de quelques dicotylédones aquatiques (*D. E. S.*, Fac. Sc., Clermont, 65 p.).
83. Gregory (F. G.) et Veale (J. A.). — 1957. A reassessment of the problem of apical dominance (*Symp. of the Soc. Exp. Biol.*, **11**, 1-20).
84. Hagemann (A.). — 1931. Untersuchungen an Blattstecklingen (*Die Gartenbauwiss.*, **6**, 69-195).
85. Halacsy (E. de). — 1902. *Conspectus Floræ Græcæ*, vol. 2.
86. Hartsema (A. M.). — 1926. Anatomische und experimentelle Untersuchungen über das Auftreten von Neubildungen an Blättern von Begonia Rex (*Rec. Trav. Bot. Néerl.*, **23**, 305-362).
87. Hegi (G.). — *Illustrierte Flora von Mittel-Europa*, vol. 6, I, Lehmanns Verlag, München.
88. Heinricher (E.). — 1899. Über die Regenerationsfähigkeit der Adventivknospen von *Cystopteris bulbifera* (L.) Bernh. und *Cystopteris-* Arten überhaupt (*Festchr. f. Schwendener*, 151-164, Berlin).
89. Heinricher (E.). — 1900. Nachträge zu meiner Studien über die Regenerationsfähigkeit der Cystopteris-Arten (*Ber. der Deutsch. Bot. Ges.*, **18**, 109-121).
90. Holthüsen (K.). — 1939. Untersuchungen über das Vorkommen und den Zustand der Achselknospen bei den höheren Pflanzen (*Planta*, **30**, 590-622).
91. Huglin (P.). — 1958. Recherches sur les bourgeons de la vigne : initiation florale et développement végétatif (Thèse, Strasbourg, 174 p.).
92. Hsü (J.). — 1944. Structure and growth of the shoot apex of *Sinocalamus Beecheyana* McClure (*Amer. J. Bot.*, **31**, 404-411).
93. Irmisch (Th.). — 1850. *Zur Morphologie der monokotylischen Knollen und Zwiebelgewächse*, 1, vol., Berlin.
94. Irmisch (Th.). — 1855. Kurze botanische Mittheilungen. II : Keimpflanzen von *Thesium montanum* (*Flora*, **36**, 522-523).
95. Irmisch (Th.). — 1857. Über die Keimung und Erneuerungsweise von *Convolvulus sepium* und *C. arvensis* sowie über hypokotylische Adventivknospen bei krautigen Gewächse (*Bot. Ztg*, **15**, 433-443, 449-462, 489-497).
96. Irmisch (Th.). — 1857. Ueber einige Ranunculaceen (*Bot. Ztg.*, **15**, 81-87, 97-104).
97. Kliem (F.). — 1937. Vegetationspunkt und Blattanlage bei *Avena sativa* (*Beitr. Biol. der Pflanzen*, **24**, 281-310).
98. Koch (L.). — 1874. Untersuchungen über die Entwicklung der Cuscuteen (*Bot. Abhanl.*, herausgeb. von K. Gœbel, Heft 2, Bonn).
99. Koch (L.). — 1893. Die vegetative Verzweigung der höheren Gewächse (*Jahrb. f. Wiss. Bot.*, **25**, 380-488).
100. Köck (G.). — 1903. Über Kotyledonarknospen dicotyler Pflanzen (*Osterr. Bot. Ztg.*, **53**, 58-67, 109-115).
101. Krauss (B. H.). — 1948. Anatomy of the vegetative organs of the Pineapple. *Ananas comosus* (L.) Merr. I : Introduction, organography, the stem, the lateral branch or axillary bud (*Bot. Gaz.*, **110**, 159-217).
102. Kundu (B. C.) et Rao (N. S.). — 1954. Origin and development of axillary buds in Jute (*Corchorus capsularis*) (*Ann. Bot. N. S.*, **18**, 367-377).
103. Küster (E.). — 1903. Beobachtungen über Regenerationserscheinungen an Pflanzen (*Beih. Bot. Centralbl.*, **14**, 316-326).
104. Küster (E.). — 1904. Beiträge zur Kenntnis der Wurzel- und Sprossbildung an Stecklingen (*Jahrb. f. Wiss. Bot.*, **40**, 279-302).
105. Kwasnikov (B. V.). — 1937. La multiplication végétative de la Chicorée au moyen de la régénération des boutures de la racine (*Bull. Acad. Sc. U. R. S. S., Sér. Biol.*, **2**, 333-392).

106. Lafont (M. C.). — 1957. Recherches morphologiques et anatomiques sur les feuilles de quelques Linaires (*D. E. S., Fac. Sc.*, Clermont, 85 p.).
107. Lance (A.). — 1952. Sur la structure et le fonctionnement du point végétatif de *Vicia faba* L. (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, **13**, 301-339).
108. Lance (A.). — 1958. Recherches cytologiques sur l'évolution de quelques méristèmes apicaux et sur ses variations provoquées par des traitements photo-périodiques (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, **18**, 98-421).
109. Lance (A.) et Rondet (P.). — 1957. Sur le fonctionnement du méristème apical de *Beta vulgaris* L. (var. Cérès sucrière) de la germination à l'inflorescence (*C. R. Acad. Sc.*, **245**, 712-715).
110. Langeron (M.). — 1934. *Précis de microscopie*, Masson et C^ie^, Paris.
111. Link (G. K.) et Eggers (V.). — 1945. Mode, site and time of initiation of hypocotyledonary bud primordia in *Linum usitatissimum* L. (*Bot. Gaz.*, **107**, 441-454).
112. Lindemuth (H.). — 1903. Weitere Mitteilungen über regenerative Wurzel- und Sprossbildung auf Laubblättern (*Gartenbauflora*, **52**, 619-625).
113. Lindemuth (H.). — 1904. Ueber Grösserwerden isolierter ausgewachsener Blätter nach ihrer Bewurzelung (*Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.*, **22**, 171).
114. Loiseau (J. E.). — 1954 *a*. Évolution morphologique de quelques tiges d'*Impatiens roylei* Walp. après suppression expérimentale d'une hélice foliaire (*C. R. Acad. Sc.*, **238**, 385-387).
115. Loiseau (J. E.). — 1954 *b*. Multiplication expérimentale des hélices foliaires chez *Impatiens roylei* Walp. (*C. R. Acad. Sc.*, **238**, 1259-1261).
116. Loiseau (J. E.). — 1956. Influence de l'éclairement sur l'évolution de la phyllotaxie chez la Capucine (*Tropæolum majus* L.) (*C. R. Acad. Sc.*, **242**, 2248-2251).
117. Loiseau (J. E.). — 1957. Évolution de la phyllotaxie chez *Tropæolum majus* L. cultivé en chambres lumineuses conditionnées (*Bull. Sc. Bourgogne*, **18**, 57-59).
118. Loiseau (J. E.). 1957. Régénération de l'apex et nutrition chez *Impatiens roylei* Walp. (*Bull. Sc. Bourgogne*, **18**, 53-55).
119. Loiseau (J. E.). — 1959. Observations et expérimentation sur la phyllotaxie et le fonctionnement du sommet végétatif chez quelques Balsaminacées (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, **20**, 1-214).
120. Louis (J.). — 1935. L'ontogenèse du système conducteur dans la pousse feuillée des Dicotyles et des Gymnospermes (*La Cellule*, **44**, 87-172).
121. Majumdar (G. P.). — 1942. The organization of the shoot in *Heracleum* in the light of development (*Ann. Bot. N. S.*, **6**, 49-81).
122. Majumdar (G. P.) et Datta (A.). — 1946. Developmental studies : I. Origin and development of axillary buds with special reference to two dicotyledons (*Proc. Ind. Acad. Sc.*, **23**, 249-259).
123. Maresquelle (H. J.). — 1952. L'aspect nominaliste de la systématique évolutionniste moderne (*Coll. Int. sur l'evolut. et la Phyl. chez les Végét.*, Paris, et *Ann. Biol.*, **28**, 281-291).
124. Mendel (K.). — 1938. A case of regeneration of the growing point at the hypocotyl (*Palestine Jour. Bot. Rehovot.*, sér. **2**, 89-92).
125. Millington (W. F.) et Gunckel (J. E.). — 1950. Structure and development of the vegetative shoot of *Liriodendron tulipifera* L. (*Amer. J. Bot.*, **37**, 326-335).
126. Mitra (G. C.). — 1952. The origin and development of vegetative axillary buds in dicotyledons (*Proc. Ind. Sc. Congress*, Calcutta, 27-28).
127. Naylor (E. E.) et Johnson (B.). — 1937. A histological study of vegetative reproduction in *Saintpaulia ionantha* (*Amer. J. Bot.*, **24**, 673-678).
128. Nemec (B.). — 1905. *Studien über Regeneration*, 1 vol., Berlin).
129. Philipson (W. R.). — 1949. The ontogeny of the shoot apex in dicotyledons (*Biol. Rev.*, **24**, 21-50).
130. Plantefol (L.). — 1946 et 1947 *a*. Fondements d'une théorie phyllotaxique nouvelle : la théorie des hélices foliaires multiples (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, **7**, 15-229 et **8**, 1-71).

131. Plantefol (L.). — 1947 *b*. Hélices foliaires, point végétatif et stèle chez les Dicotylédones. La notion d'anneau initial (*Rev. Gén. Bot.*, **54**, 49-81).
132. Plantefol (L.). — 1949. Spirale unique ou hélices foliaires multiples chez le Lis blanc (*Rev. Gén. Bot.*, **56**, 237-257).
133. Plantefol (L.). — 1950. La phyllotaxie (*Ann. Biol.*, **26**, 447-463).
134. Plantefol (L.). — 1951. La notion d'hélice foliaire devant l'expérimentation (*C. R. Acad. Sc.*, **233**, 884-886).
135. Plantefol (L.). — 1952. La phyllotaxie du *Linum usitatissimum* L. (*C. R. Acad. Sc.*, **235**, 1242-1244).
136. Plett (W.). — 1921. Untersuchungen über die Regenerationserscheinungen an Internodien (*Thesis, Hambourg*, 46 p.).
137. Prat (H.). — 1936. Sur la correspondance entre la structure des pousses de Pins et les cycles saisonniers (*Mélanges dédiés au professeur L. Daniel*, Rennes, 439-457).
138. Prat (H.). — 1945. Les gradients histo-physiologiques et l'organogenèse végétale (*Rev. Canad. de Biol.*, **4**, 543-693).
139. Prévost (R.). — 1938. Relation entre l'épiderme et les autres tissus de la feuille dans la néoformation des bourgeons chez *Begonia Rex* Putz (*Bull. Soc. Roy. Sc.*, Liège, **3** et **4**, 288-294).
140. Prévot (R.). — 1939. La néoformation des bourgeons chez les végétaux (*Mém. Soc. Roy. des Sc.*, Liège, 4e série, **3**, 175-342).
141. Priestley (L.) et Swingle (F.). — Vegetative propagation from the standpoint of plant anatomy (*U. S. A. Dept. of Agric. Techn. Bull.*, **91**, 1-98).
142. Rauh (W.). — 1937. Die Bildung von Hypokotyl- und Wurzelsprossen und ihre Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen (*Nova Acta Leopoldina N. F.*, **4**, 395-553).
143. Raunkiaer (C.). — 1934. *The life forms of plants*, 1 vol., Oxford.
144. Reeve (R. M.). — 1943. Comparative ontogeny of the inflorescence and the axillary vegetative shoot in *Garrya elliptica* Dougl. (*Amer. J. Bot.*, **30**, 608-619).
145. Regel (F.). — 1876. Die Vermehrung der Begoniaceen aus ihren Blättern (*Jen. Zeitschr. f. Naturwiss.*, **10**, 447-492).
146. Reichardt (H. W.). — 1857. Beiträge zur Kenntnis hypokotyler Adventivknospen und Wurzelsprosse bei krautigen Dikotylen (*Verh. des Zool.-Bot. Ver. Wien*, **7**, 235-244).
147. Röper (J.). — 1824. *Enumeratio Euphorbiarum*, Göttingen, p. 19.
148. Rösler (P.). — 1928. Histologische Studien am Vegetationspunkt von *Triticum vulgare* (*Planta*, **5**, 28-67).
149. Rouy (G.). — 1909. *Flore de France*, vol. II, Paris.
150. Sabdt (W.). — 1925. Zur Kenntnis der Beiknospen (*Bot. Abhandl. herausgeg. von K. Gœbel*, Heft **7**, Iena).
151. Schalscha-Ehrenfeld (von M.). — 1940. Spross-Vegetationspunkt und Blattanlage bei einigen monokotylen Wasserpflanzen (*Planta*, **31**, 448-477).
152. Schoute (J. C.). — 1909 et 1918. Über die Verästelung bei monokotylen Bäumen II u. III (*Rev. Trav. Bot. Néerland.*, **6** et **15**, 211 et 263).
153. Schoute (J.). — 1932. Über die Caryophyllaceen Dekussation (*Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.*, **50**, 229).
154. Schuep (O.). — 1926. *Meristeme-Handb. d. Pflanzenanatomie*, 1. Abt., 2. Teil, **4**, Berlin).
155. Sharman (B. C.). — 1943. Tannic acid and iron alun with safranin and orange G in studies of the shoot apex (*Stain Techn.*, **18**, 105-111).
156. Sharman (B. C.). — 1945. Leaf and bud initiation in the *Graminæ* (*Bot. Gaz.*, **106**, 269-289).
157. Sifton (H. B.). — 1944. Developmental morphology of vascular plants (*New Phytol.*, **43**, 87-129).
158. Simon (S.). — 1907. Experimentelle Untersuchungen über die Differenzierungsvorgänge im Callusgewebe von Holzpflanzen (*Jahrb. f. Wiss. Bot.*, **45**, 351).

159. Skoog (F.). — 1954. Growth factors, polarity and morphogenesis (*Coll. Int. Cult. Tissus*, Briançon, et *Ann. Biol.*, **31**, 201-213).
160. Skoog (F.) et Tsui (C.). — 1951. Growth substances and the formation of buds in plant tissues (*Plant growth substances*, Madison Univ. Wisons. Press, 263-285).
161. Snow (M.) et Snow (R.). — 1942. The determination of axillary buds (*New Phytol.*, **41**, 13-22).
162. Thompson (McLean J.). — 1943-1944. Towards a modern physiological interpretation of flowering (*Linn. Soc. London Proc.*, **156**, 46-68).
163. Troll (W.). — 1937. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen (*Erster Band.*, Berlin).
164. Twele (H.). — 1929. Untersuchungen über regenerative Organbildung an Wurzeln (*Thesis*, Hambourg, 33 p.).
165. Van Tieghem (P.). — 1887. Recherches sur la disposition des radicelles et des bourgeons (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, sér. 7, **5**, 130-151.
166. Van Tighem (P.) et Douliot (M.). — 1888. Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, sér. 7, **8**, 1-656).
167. Velenovsky (J.). — 1905-1913. *Vergleichende Morphologie der Pflanzen*, 1-4 Teil, Prague.
168. Vermerie (C.). — Contribution à l'étude de la phyllotaxie du genre *Euphorbia* (*D. E. S., Fac. Sc.*, Clermont, 68 p.).
169. Vichura (M.). — 1844. Die Polarität der Knospen und Blätter (*Flora*, **27**, 181).
170. Vöchting (H.). — 1878. *Über Organbildung in Pflanzenreich*, Bd. I, Bonn.
171. Wardlaw (C. W.). — 1943. Experimental and analytical studies of Pteridophytes. I. Preliminary observations on the rhizome of the Ostrich Fern (*Matteucia struthiopteris* Tod.) (*Ann. Bot. N. S.*, **7**, 171-184).
172. Wardlaw (C. W.). — 1952. Experimental and analytical studies of Pteridophytes. XVIII. The nutritional status of the apex and morphogenesis (*Ann. Bot. N. S.*, **16**, 207-218).
173. Wardlaw (C. W.). — 1952. *Morphogenesis in plants*, 1 vol., Methuen, London.
174. Warming (E.). — 1872. Recherches sur la ramification des phanérogames, principalement au point de vue de la partition du point végétatif (*Œuvres de la Soc. Roy. des Sc.*, Copenhagen, sér. 5, **10**, 1-134).
175. Wettstein (R. von). — *Scrophulariaceæ* (*Engler-Prantl, Pflanzenfamilien*, IV Teil, 3 Abt, *b*, Leipzig).
176. Willkomm (M.) et Lange (J.). — 1870. *Floræ Hispanicæ*, vol. 2, Stuttgart.
177. Wittrock (V. B.). — 1884. Eintheilung der Wurzelknospen in reparative, additionelle und necessäre (*Bot. Centralbl.*, **17**, 227-232 et 258-264).
178. Winkler (H.). — 1902. Ueber der Regeneration der Blattspreite bei einigen Cyclamen-Arten (*Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.*, **20**, 81).
179. Winkler (H.). — 1903. Ueber regenerative Sprossbildung auf den Blättern von Torenia asiatica (*Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.*, **21**, 96-107).
180. Winkler (H.). — 1903. Ueber regenerative Sprossbildung an den Ranken, Blättern und Internodien von *Passiflora cærulea* L. (*Ber. d. Deutsch. Bot. Ges*, **23**, 45).
181. Wydler (H.). — 1843. Morphologische Mittheilungen (*Bot. Ztg.*, **1**, 212-215).
182. Wydler (H.). — 1850. Ueber subkotyledonäre Sprossbildung (*Flora*, **33**, 337-338).
183. Wydler (H.). — 1859 et 1860. Kleinere Beiträge zur Kenntnis einheimischer Gewächse (*Flora*, **17**, 284, et **18**, 683).
184. Zimmermann (W. A.). — 1928. Histologische Studien am Vegetationspunkt von *Hypericum uralum* (*Jahrb. f. Wiss. Bot.*, **68**, 289-344).

MASSON ET Cie, ÉDITEURS.
Libraires de l'Académie de Médecine.
120, boul. Saint-Germain, Paris (VIe).
Dépôt légal : No 3640, 4e trim. 1961.
MARCA REGISTRADA

Imprimé en France.

3496-10-61. — Imprimerie CRÉTÉ
Paris, Corbeil-Essonnes.

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

LE GRANITE DE GUERET

Strasbourg, le 26 septembre 1961.

Le Président de Thèse,

H.-J. MARESQUELLE

Vu :

Strasbourg, le 10 octobre 1961.

Le Doyen,

J.-H. VIVIEN

Vu et Permis d'imprimer :

Strasbourg, le 11 octobre 1961.

Le Recteur de l'Académie de Strasbourg,
Président du Conseil de l'Université,

J.-F. ANGELLOZ